in the City of New York

Library

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VII

COLUMBIA UNIVERSITY
LIBRARY.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1908

N5722
SER. IX
Vol. 7-8

Droits de traduction et de reproduction réservés.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VII. — Nos 1 et 2.

[Ce double cahier commence l'abonnement aux tomes VII et VIII]

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1908

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en avril 1908

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles

NEUVIÈME SERIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies,		30 vol.	(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie	20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.			330 fr.

STRUCTURE

DU PISTIL ET DE L'OVULE

DU FRUIT ET DE LA GRAINE

DES ACANTHACÉES

DÉDOUBLEMENT DE CETTE FAMILLE

Par Ph. Van TIEGHEM

Que la famille des Acanthacées ne possède réellement pas toute l'homogénéité que les botanistes s'accordent jusqu'à présent à lui attribuer, c'est ce qui résultera peut-être clairement des quelques faits nouveaux exposés dans la présente étude, suite naturelle d'un travail plus étendu, portant sur un groupe de dix familles, inséré récemment dans ce Recueil (1).

On sait que le pistil des Acanthacées se compose de deux carpelles antéro-postérieurs, fermés et concrescents tout du long en un ovaire biloculaire, surmonté d'un style terminé par deux branches ou seulement par deux lobes stigmatiques. Il est rare que le carpelle postérieur, non pas avorte, comme on le dit, car il persiste tout du long, mais oblitère presque complètement sa loge, rendant ainsi l'ovaire uniloculaire (*Mendoncia*, etc.).

On sait aussi que chacun des deux carpelles renferme tantôt deux ovules (*Thunbergia*, *Acanthus*, etc.), tantôt deux séries d'ovules superposés (*Nelsonia*, *Ruellia*, etc.), attachés au milieu de la cloison. Mais quant au mode précis d'insertion de ces ovules sur le carpelle, quant à leur forme, leur direction et leur

(1) Ph. van Tieghem, *Structure du pistil et du fruit des Labiées, des Boraginées et des familles voisines* (Ann. des Scienc. nat., 9e série, Bot., V, p. 321, 1907).

437547

structure, on n'en sait vraiment rien encore, ou ce qu'on croit en savoir se trouve être inexact, comme on le verra plus loin. Aussi M. Lindau, l'auteur de la revision la plus récente de cette famille, publiée en 1895, a-t-il cru devoir passer sous silence ces quatre questions (1).

De même, pour le fruit de ces plantes, si l'on sait bien que c'est presque toujours une capsule loculicide à quatre graines ou à quatre rangs de graines, rarement une drupe à deux graines (*Mendoncia*, etc.), on ignore à la fois la direction du plan de symétrie du tégument de la graine par rapport au plan médian du pistil, et dans chaque graine la direction de l'embryon et son orientation par rapport au plan de symétrie du tégument.

Pour essayer de combler ces diverses lacunes, j'ai étudié la structure d'abord du pistil et des ovules, ensuite du fruit et des graines, dans quelques-uns des principaux genres de cette grande famille, ce qui m'a conduit à y distinguer deux manières d'être bien différentes, offertes, par exemple, l'une par les Thunbergies (*Thunbergia*), l'autre par les Acanthes (*Acanthus*). Il convient de les décrire séparément sur chacun de ces deux types.

1. — Pistil et ovule des thunbergiées.

Entouré à sa base d'un disque annulaire, le pistil des Thunbergies, notamment de la Th. dressée (*Th. erecta* [Bentham] Anderson), de la Th. ailée (*Th. alata* Bojer) et de la Th. écarlate (*Th.* [*Heracentris coccinea* Wallich), que j'ai plus particulièrement étudiées sous ce rapport, se compose de deux carpelles antéro-postérieurs, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire ovoïde biloculaire, surmonté d'un long style grêle. Ce style se dilate et se divise au sommet en deux lames stigmatiques inégales et dissemblables, l'une plus large et plus courte, étalée et ployée en gouttière, l'autre plus étroite et plus longue, dressée et enroulée en cornet.

Dans sa région supérieure, sous la base du style, l'ovaire est plein, ce qui raccourcit d'autant les deux loges sous-jacentes.

(1) Dans Engler et Prantl : *Nat. Pflanzenfam.*, IV, 3, *b*, p. 274, 1895.

Dans la région inférieure biloculaire, les deux bords de chaque carpelle, concrescents avec ceux de son congénère, sont unis au centre, par concrescence dans la majeure partie de l'ovaire, par soudure seulement avec épidermes distincts dans la région supérieure, sans se reployer aucunement vers l'extérieur, en formant ensemble entre les deux loges une épaisse cloison plane. Chaque moitié de la cloison porte de chaque côté un gros ovule allongé, qui la recouvre complètement et s'insère sur elle par la presque totalité de sa face interne, ne gardant libre que son extrémité supérieure (1). Collatéraux et accolés l'un à l'autre, les deux ovules du même carpelle remplissent complètement la loge qui les renferme. La placentation du carpelle n'est pas marginale ici, puisque ses extrêmes bords s'affrontent directement; elle doit être dite ventrale et submarginale (2).

Dans la partie supérieure de l'ovaire, au milieu de l'épaisseur de chaque demi-cloison, à une petite distance de son extrême bord, qui est limité, à ce niveau seulement, par un épiderme distinct, comme il vient d'être dit, se trouve une méristèle unique, qui là se trifurque perpendiculairement à la cloison. La branche médiane continue à monter et passe dans le style; les deux latérales, au contraire, descendent obliquement dans l'épaisseur de la cloison et, parvenues vers le milieu de la large surface d'insertion des ovules, s'incurvent en dehors pour y pénétrer.

A peine entrée dans l'ovule, la méristèle s'arrête, sans s'y ramifier. L'ovule a un tégument très épais, quoique dépourvu de méristèles, percé dans son extrémité supérieure libre d'un long et très étroit canal micropylaire, dirigé obliquement en dedans et s'ouvrant contre la cloison. Très mince dans le jeune âge, le nucelle y est entièrement résorbé comme tel avant l'épanouissement de la fleur et remplacé par un prothalle femelle de même forme, étroit et long, légèrement recourbé dans le plan

(1) Baillon d'abord (1891) et plus tard M. Lindau (1895) ont figuré, dans une coupe longitudinale du pistil des Thunbergies, les ovules attachés seulement au sommet de la cloison et pendant librement dans la loge. Il y a là une faute à corriger (Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 403, fig. 303, et Lindau, *Loc. cit.*, p. 292, fig. 116, II).

(2) Pour ces dénominations, voir : *Sur les divers modes de placentation du carpelle* (Ann. des Sc. nat., 9e série, Bot., V, p. 351, 1907).

de symétrie, convexe en dehors, concave en dedans. Le sommet de ce prothalle débouche au fond du canal micropylaire et s'y arrête sans le dépasser; sa base est séparée de la terminaison de la méristèle et enveloppée par une épaisse cupule, formée de cellules à membranes minces mais lignifiées, qui est l'hypostase. L'assise la plus interne du tégument, qui borde le prothalle femelle, n'est pas ici différenciée nettement en un épiderme distinct, comme dans tant d'autres familles à nucelle transitoire, ce qui provient sans doute de ce que le nucelle résorbé était concrescent avec le tégument.

L'ovule est donc sessile, avec un hile très large, et transpariété unitegminé, avec plan de symétrie longitudinal perpendiculaire à la cloison et parallèle, par conséquent, au plan médian du carpelle qui le renferme. Quant à sa forme, il est assez difficile de la qualifier d'un seul mot. Il n'est pas anatrope, ni même amphitrope, puisqu'il n'a pas trace de raphé. Il n'est pas non plus vraiment orthotrope puisqu'il est inséré latéralement tout du long, et que sa méristèle y pénètre par le flanc. On peut le dire très faiblement campylotrope et, puisqu'il tourne son micropyle en haut, hyponaste.

Pour Payer, en 1861, l'ovule des Thunbergies est « presque réduit au nucelle » (1). Pour Baillon, trente ans après, en 1891, il est « incomplètement anatrope, à micropyle finalement inférieur », et l'auteur ajoute, en note : « Cet ovule, comme dans tant d'autres genres de la famille, est fort incomplètement anatrope. Son micropyle, d'abord supérieur, se tourne finalement en dehors et un peu en bas. Il n'est pourvu que d'un rudiment de tégument » (2). Il y a là, comme on voit, trois assertions erronées : l'ovule n'est pas du tout anatrope; son micropyle est et demeure jusqu'à la fin supérieur; son tégument est non seulement complet, mais encore tout du long très épais.

Dans les Mendoncies (*Mendoncia*), où la loge postérieure s'oblitère, notamment dans la M. de Vellozo (*M. Velloziana* Martius), les deux ovules collatéraux de la loge antérieure offrent essentiellement la même insertion, la même forme et la même structure que dans les Thunbergies. Il en est de même

(1) Payer, *Leçons sur les familles naturelles*, p. 215, 1861.
(2) Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 404, 1891.

dans les Nelsonies (*Nelsonia*), en particulier dans la N. brunelloïde (*N. brunelloides* Lamarck (O. Kuntze)), avec cette différence que chacune des deux loges de l'ovaire allongé renferme côte à côte sur la cloison deux séries d'ovules superposés.

Sous le rapport de la structure du pistil et de l'ovule, les trois genres qu'on vient d'étudier, et ceux qui se rattachent directement à chacun d'eux, forment donc ensemble dans la famille un premier groupe, qu'on nomme ici, pour le moment, les *Thunbergiées*.

2. — Fruit et graine des thunbergiées.

Entouré à sa base par les deux grandes bractées qui formaient le calicule de la fleur et par son court calice gamosépale, où chaque sépale se prolonge en trois longues dents étroites, le fruit des Thunbergies est une capsule globuleuse, biloculaire, à quatre graines, surmontée d'un gros bec plus long qu'elle, à sommet obtus. Ce bec ne procède pas du style persistant, comme on l'a cru, il n'est pas « d'origine stylaire » comme le dit Baillon (1). Il provient de l'allongement, sans épaississement corrélatif, de la région supérieure pleine de l'ovaire signalée plus haut, au sommet de laquelle le vrai style est tout entier caduc. Il a donc la même origine que le bec de la capsule des Géraniacées, par exemple. Aussi la capsule s'ouvre-t-elle de haut en bas, d'abord le long du bec, puis plus tard progressivement jusqu'à la base de l'ovaire, par deux fentes antéro-postérieures suivant les nervures médianes des deux carpelles ; en un mot, elle est loculicide (2).

En même temps, la cloison, dont les deux moitiés, concrescentes au centre comme il a été dit plus haut, demeurent unies entre les deux paires de graines, se sépare tout entière des deux valves par déchirure au voisinage de celles-ci ; la capsule est donc aussi septifrage. Puis, les graines se détachent

(1) *Loc. cit.*, p. 404, 1891.

(2) C'est pour n'avoir observé la capsule qu'à partir de l'état où le bec y est déjà fendu en deux cornes divergentes, état figuré par M. Lindau (*loc. cit.*, p. 292, fig. 116, J), que Payer a pu la dire « surmontée des deux divisions persistantes du style, qui forment deux cordes (*sic*) rigides et divergentes » (*Leçons sur les familles naturelles*, p. 215, 1861).

de la cloison en y laissant adhérente chacune, en forme de pointe, l'extrémité de la méristèle placentaire qui y pénétrait, et se disséminent.

La graine ainsi séparée est hémisphérique, bombée en dehors, plane en dedans, où elle est percée, au centre de son très large hile, d'un trou laissé par le départ de l'extrémité de la méristèle placentaire. Elle est formée d'un tégument et d'un embryon, sans trace d'albumen. Mince et dépourvu de méristèles, le tégument offre tout autour du hile un bourrelet formé par une bande annulaire d'épiderme, qui a allongé fortement ses cellules perpendiculairement à la surface, en en épaississant et lignifiant beaucoup les membranes, qui demeurent intimement unies. En se formant et se développant, ce bourrelet épidermique presse contre la cloison et en détache ainsi la graine.

L'embryon est inverse, tournant sa radicule en haut, vers l'ancien micropyle. Il est courbe, à larges cotyles appliquées, convexes en dehors, concaves en dedans, à courte tigelle dirigée d'abord en dedans, puis rabattue en dehors sur le dos de la cotyle externe à sa base. Ses deux cotyles sont coupées en deux par le plan de symétrie; en un mot, il est incombant. Il est aleurique et oléagineux, sans trace d'amidon.

Dans les Nelsonies, le fruit et la graine sont conformés de la même manière, avec cette différence que la capsule, allongée et terminée en un bec pointu, porte sur sa cloison deux séries de graines superposées, pourvues chacune d'un bourrelet épidermique autour de son hile perforé. En outre, la graine a ici un albumen, aleurique et oléagineux, sans amidon, et l'embryon, toujours inverse et incombant, n'est que faiblement courbé, à cotyles planes et à courte tigelle supérieure dirigée obliquement en dedans, mais non reployée en dehors.

Dans les Mendoncies, où le fruit est une drupe terminée par un bec court, à noyau très dur, la graine, souvent solitaire par avortement du second ovule, est dépourvue d'albumen comme dans les Thunbergies. Elle est allongée et fixée tout le long de sa surface interne profondément creusée en gouttière; mais son tégument, ici membraneux, n'a pas de bourrelet épidermique autour du hile, ce qui s'explique puisqu'elle n'a pas à se séparer de la cloison. L'embryon a sa radicule supère, recourbée en

dehors, du côté opposé à la gouttière (1). Ses deux très larges cotyles sont coupées en deux par le plan de symétrie ; en un mot, il est incombant. Elles sont reployées en long sur les bords et inégales, la plus courte située du côté de la gouttière, enveloppant la plus longue, située du côté convexe externe. Elles sont aleuriques et oléagineuses, sans trace d'amidon.

En résumé, dans ces trois genres, quand le fruit est capsulaire, la cloison reste entière en se séparant des valves et les graines s'en détachent à l'aide d'un bourrelet épidermique entourant le hile. Partout, l'embryon a son plan médian parallèle au plan médian du carpelle ; partout aussi, il est inverse et incombant,

La conformation du fruit et de la graine s'accorde donc avec celle du pistil et de l'ovule pour réunir ces trois genres et ceux qui s'y rattachent directement en un seul et même groupe, nommé provisoirement les Thunbergiées.

3. — Pistil et ovule des acanthées.

Dépourvu de disque annulaire autour de sa base, le pistil des Acanthes, notamment de l'A. mou (*A. mollis* Linné) de l'A. longifolié (*A. longifolius* Host) et de l'A. épineux (*A. spinosus* Linné), que j'ai plus particulièrement étudiés à ce point de vue, se compose de deux carpelles antéro-postérieurs, fermés et concrescents dans toute leur longueur en un ovaire conique biloculaire, surmonté d'un long style terminé par deux petits stigmates, étroits, égaux et divergents. Les deux bords de chaque carpelle, concrescents avec ceux de son congénère, s'unissent au centre tout du long par simple soudure, les épidermes y demeurant distincts, sans se reployer en dehors, formant ainsi ensemble une très épaisse cloison plane.

Cette cloison a une structure remarquable. Chacune de ses moitiés différencie dans son épaisseur deux lames perpendiculaires à sa surface, formées de cellules très étroites et très longues, à parois minces et à contenu mucilagineux, sans aucune trace de l'amidon qui abonde dans le reste de la cloison.

(1) M. Lindau a figuré, dans une coupe longitudinale du fruit du *Mendoncia Velloziana*, l'embryon tournant sa radicule en bas. Il y a là une faute à corriger. (*Loc. cit.*, p. 290, fig. 115, B.)

L'une de ces lames, plus mince, est située très près du bord, dont elle est séparée par un rang de petits faisceaux cribrovasculaires inverses, c'est-à-dire tournant leurs vaisseaux vers la lame, en dehors, leurs tubes criblés vers le bord, en dedans; elle traverse la cloison dans toute son épaisseur. L'autre, beaucoup plus épaisse, est séparée de la première par une lame de parenchyme ordinaire, fortement amylacé. Elle laisse en dehors d'elle une couche de ce même parenchyme amylacé et son bord externe concave est occupé par un rang de petits faisceaux cribrovasculaires directs, c'est-à-dire tournant leurs vaisseaux vers la lame en dedans, leurs tubes criblés en dehors.

Quel rôle jouent dans la cloison totale ces quatre massifs gélifiés? C'est ce qui demeure pour l'instant inconnu. On pourrait penser qu'ils servent, tout au moins les deux internes qui traversent toute l'épaisseur de la cloison, à conduire aux ovules les tubes polliniques. Mais outre qu'ils cessent progressivement au sommet de l'ovaire sans se prolonger dans le style, ce qui suffirait à leur faire refuser ce rôle, il est facile de s'assurer que le véritable tissu conducteur est situé ailleurs dans la cloison. Dans chaque loge, en effet, l'extrême bord de chaque demi-cloison est occupé par un mince faisceau de cellules à membranes épaissies et d'un blanc brillant, semblable à du collenchyme. Ces deux cordons côte à côte, séparés par le sillon de contact des deux bords, sont les prolongements dans l'ovaire et jusqu'au niveau d'insertion des ovules, de chacun des deux cordons conducteurs du style.

Vers la base de la cloison ainsi faite, l'un des extrêmes bords de chaque carpelle, celui de gauche par exemple, se prolonge en un court et gros funicule, qui glisse en montant obliquement le long de la moitié droite de la cloison et se termine bientôt par un ovule aplati parallèlement à la cloison, dont il est séparé du côté externe par un sillon transversal. Un peu plus haut, l'autre extrême bord, celui de droite, fait de même et l'ovule qu'il porte va s'appliquer plus haut le long de la moitié gauche de la cloison. Les deux ovules du même carpelle sont donc insérés à des hauteurs différentes, et c'est ce qui explique que les coupes transversales, pratiquées seulement dans la région inférieure de la loge ou seulement dans sa région supérieure, n'en rencontrent

qu'un seul. Aussi pourrait-on croire le carpelle uniovulé (1), si les coupes intermédiaires ne montraient pas, l'un derrière l'autre, les deux ovules. La placentation du carpelle est donc ici réellement marginale.

Porté sur son gros et court funicule obliquement ascendant, l'ovule est aplati parallèlement à la cloison; c'est donc par des coupes longitudinales du pistil dirigées parallèlement à la cloison, ou bien en le coupant lui-même à plat après l'avoir isolé, qu'on peut observer la structure qu'il possède dans son plan de symétrie. Sur de telles coupes, on voit d'abord que la méristèle destinée à l'ovule descend dans l'épaisseur de la cloison avant de pénétrer dans le funicule et de s'y élever. Parvenue à son extrémité, elle entre dans l'ovule et s'y arrête bientôt en prenant la forme d'un fer à cheval, parce que le liber y dépasse le bois de chaque côté.

Le corps de l'ovule est formé d'un tégument très épais, quoique dépourvu de méristèles, reployé latéralement de manière que le micropyle soit ramené en bas contre le funicule. Ce tégument recouvre dans le jeune âge un très étroit nucelle, remplacé, dès avant l'épanouissement de la fleur, par un prothalle femelle de même forme, autour duquel l'épiderme interne du tégument n'est pas plus différencié que chez les Thunbergies. La base de ce prothalle est située au-dessus de la terminaison de la méristèle, dont elle est séparée par une épaisse cupule de cellules à membranes minces et lignifiées, qui l'enveloppe : c'est l'hypostase. A partir de là, il s'élève et se recourbe d'abord latéralement, puis vers le bas, et vient poser son sommet sous l'étroit canal micropylaire. Mais il ne s'y arrête pas. Il le dépasse, et continuant à se courber, il s'enfonce du côté opposé dans le tégument, où il accomplit son dernier crochet.

A cet endroit, le tégument a différencié au préalable dans son épaisseur un massif arrondi de cellules plus petites, à membranes épaissies et collenchymateuses, à contenu amylacé, et c'est au centre de ce massif que le prothalle femelle arrête son extrémité crochue. Nul doute que ce massif ne serve à alimenter d'abord

(1) Voir notamment le diagramme floral publié en 1875 par Eichler (*Blüthendiagramme*, I, p. 218, 1875), et souvent reproduit par les auteurs qui ont suivi.

la croissance terminale du prothalle femelle et plus tard le développement de l'œuf en embryon. Ses cellules se dissocient, en effet, progressivement de dedans en dehors et sont peu à peu digérées. C'est donc un nodule *nourricier*, comparable jusqu'à un certain point à ces nodules nourriciers qui, dans les Utriculaires (*Utricularia*), se différencient, comme on sait, dans le placente et dans chacun desquels un prothalle femelle, après être sorti du micropyle, enfonce son extrémité (1). Ici, le prothalle femelle ne sort pas de l'ovule, et c'est dans son épais tégument même, et non dans le placente, qu'il trouve à se nourrir. C'est, à ma connaissance, la première fois qu'une pareille disposition est signalée dans un ovule. Aussi serait-il très intéressant de suivre ici la marche du tube pollinique, dont l'extrémité, après avoir traversé le canal micropylaire, doit pénétrer dans le nodule nourricier pour accéder au sommet recourbé du prothalle femelle.

Un tel ovule, dépourvu de raphé et recourbé sur lui-même au point de rapprocher son micropyle du hile, doit être dit complètement campylotrope, et, puisque la courbure s'y fait parallèlement à la cloison avec micropyle en dehors, exonaste. Par suite de son mode d'insertion sur le carpelle, son plan de symétrie est dirigé parallèlement à la cloison, c'est-à-dire perpendiculairement au plan médian du carpelle auquel il appartient.

Le même mode d'insertion, sur un funicule obliquement ascendant plus ou moins long, la même direction, aplatie parallèlement à la cloison, la même forme, complètement campylotrope exonaste avec micropyle inférieur, et la même structure se retrouvent dans leurs traits essentiels chez beaucoup de genres où les carpelles sont biovulés comme dans les Acanthes, notamment les Aphélandres (*Aphelandra*), Withfieldies (*Withfieldia*), Bélopérones (*Beloperone*), Dianthères (*Dianthera*), Adhatodes (*Adhatoda*), Justicies (*Justicia*), etc. Les mêmes caractères se retrouvent encore dans une autre série de genres où l'ovaire, plus allongé, renferme dans chaque loge deux séries d'ovules superposés, comme les Ruellies (*Ruellia*), les

1) Voir sur ce point : Ph. van Tieghem, *Sur les nodules nourriciers du placente des Utriculaires* (Bulletin du Muséum, VI, p. 39, janvier 1900).

Hémigraphes (*Hemigraphis*), les Cryptophragmes (*Cryptophragmium*), etc.

Dans tous ces genres, très nombreux, la cloison est et demeure, dans toute la longueur de l'ovaire, comme dans les Acanthes, formée de deux moitiés, ordinairement soudées au centre avec épidermes distincts, mais parfois seulement rapprochées, sans fermer complètement les carpelles (Aphélandre, etc.). Elle est donc conformée autrement que dans les Thunbergies et se comporte aussi autrement dans le fruit, comme il sera dit tout à l'heure.

Il y a toutefois, entre ces genres et les Acanthes, deux différences importantes. D'abord la différenciation dans chaque demi-cloison de deux massifs gélatineux, formés de cellules très étroites et très longues, signalée plus haut chez les Acanthes, ne se retrouve que chez les Aphélandres et les genres les plus voisins. Encore y a-t-il cette différence qu'ici le massif externe, le plus gros n'est pas bordé en dehors par un rang de fascicules cribrovasculaires et que le massif interne, le plus mince, n'a en dedans de lui que deux pareils faisceaux, destinés aux deux ovules. Ensuite et surtout, le crochet que fait le prothalle femelle en pénétrant dans le nodule nourricier du tégument paraît un caractère propre aux Acanthes et aux genres les plus voisins. Dans tous les autres genres, y compris les Aphélandres, le prothalle femelle, comme le nucelle transitoire qu'il remplace, arrête son sommet sous le canal micropylaire, sans s'enfoncer au delà dans le tégument. Aussi n'y a-t-il pas chez eux de nodule nourricier.

En résumé, à part ces deux différences, sous le rapport de la structure du pistil et de l'ovule, tous ces genres, et ceux en très grand nombre qui s'y rattachent directement, forment dans la famille un second groupe, qu'on nomme ici provisoirement les *Acanthées*. Chaque carpelle s'y ferme par simple rapprochement au contact des extrêmes bords, avec ou sans soudure; la placentation y est marginale. L'ovule, toujours transpariété unitegminé, y est funiculé, ascendant, avec un court sillon transversal externe à sa base ; il est aplati parallèlement à la cloison, entièrement campylotrope à micropyle dirigé en dehors et en bas, exonaste par conséquent, à plan de

symétrie perpendiculaire au plan médian du carpelle, c'est-à-dire tangentiel.

D'après Payer, en 1861, « chacune des loges de l'ovaire des Acanthes contient un placenta appliqué contre la cloison. Ce placenta porte deux ovules anatropes, mais réduits au nucelle » (1). Trois assertions également erronées.

Baillon, trente ans après, en 1891, dit encore que l'ovule des Acanthes est anatrope, mais ajoute, en note : « L'ovule n'est pas, comme on l'avait dit, réduit au nucelle ; mais il a un petit bourrelet micropylaire qui représente cependant un tégument fort réduit (2) ». Ici encore, il y a deux erreurs. Pour justifier ses assertions, l'auteur renvoie à trois Communications antérieures, qui méritent d'être citées.

Dans la première, qui date de 1876, il s'exprime ainsi : « Pour expliquer l'organisation ovulaire des Acanthacées, qu'on a considérée comme une anomalie dans le règne végétal, on a invoqué des lois d'exception qui, ici comme ailleurs, n'ont probablement aucune raison d'être. L'ovule des Acanthes a été décrit comme réduit au nucelle, tandis que, dans les groupes voisins, les ovules ont deux téguments ou au moins un seul. L'étude des développements prouve qu'il n'y a cependant point dans ces plantes une différence foncière d'organisation. Je l'avais observé, dans l'Acanthe, il y a bientôt vingt ans et M. Faguet, cette année, a répété l'observation. Les ovules, au nombre de deux dans chaque loge, sont ascendants au début dans ces plantes et alors réduits au nucelle. Bientôt, au voisinage de leur région micropylaire, il se produit un bourrelet circulaire entourant le sommet organique du nucelle, et à cet âge l'ovule, incomplètement anatrope, avec le micropyle tourné vers le bord externe de la loge, est pourvu d'un tégument et semblable de tous points à celui de certaines Solanées, Convolvulacées, etc. Si plus tard le nucelle paraît nu, c'est que la portion libre de ce tégument prend fort peu de développement, relativement aux autres régions de l'ovule. Il y a un grand nombre de Dicotylédones Monopétales où le même fait se reproduit, sans avoir été remarqué. Je dois dire que, dans

(1) *Loc. cit.*, p. 216, 1861.
(2) Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 413, 1891.

toutes les Acanthacées cultivées où j'ai pu suivre l'évolution de l'ovule, celui-ci a strictement la même organisation, par exemple dans les *Adhatoda*, *Ruellia*, *Eranthemum*, *Beloperone*, *Aphelandra*, et même dans un genre exceptionnel à plusieurs égards de la famille, les *Thunbergia* » (1).

Dans la seconde Note, publiée en 1877, il dit : « Quelques ovules, comme ceux de l'Acanthe, etc., ont été depuis longtemps considérés comme dépourvus de téguments », et plus loin : « Le cas des ovules qui n'ont pas d'enveloppe ou n'en ont qu'un rudiment au voisinage du micropyle se rapporte à un tiers peut-être des Phanérogames, à la plupart des Monopétales et à certaines Dialypétales » (2).

Enfin dans une troisième Note, publiée en 1890, à propos d'une autre Acanthacée, l'*Anisacanthus virgularis* Nees, l'auteur s'exprime ainsi : « Les ovules sont longtemps représentés par une masse parenchymateuse homogène. Ils sont déjà anatropes, quand autour de leur sommet organique, dirigé vers le bas, il se produit un très court bourrelet circulaire, seul représentant du tégument ovulaire. Quand j'ai insisté sur la fréquence de ces ovules à tégument presque nul ou très incomplet, un imposteur bien connu, qui d'ailleurs n'a jamais rien observé, a prétendu, sans preuves à l'appui, que mes assertions étaient en opposition avec les faits. Voici déjà un grand groupe de végétaux gamopétales dans lesquels se remarque souvent l'organisation dont il s'agit : à tout âge, le tégument ovulaire est extrêmement réduit. Il y a beaucoup d'autres types analogues, auxquels je ferai allusion toutes les fois qu'il sera question d'eux, et je ne manquerai pas alors de plonger dans sa besogne le nez de l'imposteur précité » (3).

Ainsi, c'est lorsqu'il avait commis lui-même l'une des erreurs les plus graves qui puissent être faites en morphologie végétale, puisqu'elle s'étend à un très grand nombre de Phanérogames et qu'elle intéresse la partie la plus importante de leur organisation florale, c'est lorsqu'il persistait dans cette erreur après plus

(1) Baillon, *Sur les ovules des Acanthacées* (Association française pour l'avancement des sciences, 5e session, Clermont-Ferrand, 1876, p. 531).

(2) Baillon, *Sur la signification des diverses parties de l'ovule végétal* (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, LXXXV, p. 1178 et p. 1180, décembre 1877).

(3) *Bulletin de la Société Linnéenne de Paris*, p. 875, 5 novembre 1890.

de quinze années d'études, que ce botaniste se permettait de déverser l'injure et la menace la plus grossière sur un contradicteur mieux informé, qui, par égard pour lui, ne l'avait pas nommé (1). Nous nous garderons bien de l'imiter ici, nous bornant à constater que l'erreur, ainsi défendue et accréditée par lui, consiste à regarder un ovule pourvu d'un tégument complet et très épais, mais qui de bonne heure a perdu son nucelle, comme étant dépourvu de tégument et réduit au nucelle, en un mot à prendre un tégument pour un nucelle, et que cette erreur intéresse au même degré toutes les familles qui, au nombre de plus de quatre-vingts, composent aujourd'hui, dans la classe des Dicotyles, l'ordre immense des Transpariétées unitegminées (2).

4. — Fruit et graine des acanthées.

Le fruit des Acanthes est une capsule, terminée en pointe et loculicide, comme chez les Thunbergies; mais ici les deux moitiés de la très épaisse cloison, simplement soudées par leurs épidermes distincts dans l'ovaire, comme on l'a vu, se décollent tout du long au centre et accompagnent les deux valves, portant sur chaque bord, à une hauteur différente, une graine brièvement funiculée, ascendante, ovale aplatie et dirigée, comme était l'ovule, parallèlement à la cloison. Dans chaque demi-cloison de la capsule ouverte, on retrouve les deux massifs gélatineux décrits plus haut, avec cette différence que les membranes des cellules, restées minces, y sont maintenant lignifiées; la lame de parenchyme ordinaire qui les sépare a aussi lignifié ses membranes.

(1) Ce contradicteur était Duchartre, alors membre de l'Institut et professeur de botanique à la Faculté des Sciences de Paris, qui, dans la troisième édition de ses *Eléments de Botanique*, publiée en 1885, s'était exprimé ainsi : « Faute d'observations suffisantes, on avait décrit comme nus de nombreux ovules appartenant à diverses familles. Même à une date récente (1877) un botaniste français est allé jusqu'à dire que « un tiers peut-être des Phanérogames, la plupart des Gamopétales et certaines Dialypétales, possèdent des ovules qui n'ont pas d'enveloppe ou n'en ont qu'une rudimentaire au voisinage du micropyle ». Ces assertions ont été reconnues en opposition avec les faits » (p. 704).

(2) Ph. van Tieghem, *Eléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 534 et p. 616, 1906.

Pendant le développement de l'ovule en graine, le funicule forme, sous le sillon qui le sépare du corps de l'ovule, comme on l'a dit plus haut, et seulement du côté opposé à l'insertion, un bourrelet en forme d'arc, qui s'allonge en une lame concave, étroitement appliquée contre le bord externe de la graine et arrondie au sommet. Cette lame, qui ne reçoit pas de branche de la méristèle du funicule, est une simple émergence dorsale du funicule. Comme elle paraît soutenir la graine et l'empêcher de tomber vers l'intérieur, les botanistes descripteurs lui ont donné le nom de *rétinacle*. Admettant que son rôle est, au contraire, de contribuer à détacher la graine et à la projeter vers l'extérieur, M. Lindau a proposé, en 1895, de changer ce nom en celui de *jaculateur* (1). Quoi qu'il en soit, cette lame, puisqu'elle se forme tardivement sur le funicule au-dessous de la graine, rentre dans la catégorie des arilles; c'est un arille partiel, localisé au dos de la graine dans son plan de symétrie. Il y a seulement cette différence que la graine arillée se sépare ordinairement sous l'arille, qui est entraîné avec elle, tandis qu'ici elle se détache au-dessus de l'arille, qui reste adhérent au funicule dans le péricarpe.

Toujours est-il que c'est une erreur lorsque Payer dit, à propos des ovules de l'Acanthe : « de leur ombilic part un prolongement placentaire en forme d'arc, qui s'applique contre leur base à la façon d'une cupule très incomplète » (2). Il s'agit évidemment du rétinacle, mais celui-ci, outre qu'il ne dérive pas du placente, n'existe pas encore sur le funicule de l'ovule. C'est aussi une erreur lorsque Baillon dit, à propos de ces mêmes ovules, que le « micropyle y est protégé par une saillie placentaire arquée et aiguë, le rétinacle » (3). Il n'y a pas encore de rétinacle sur l'ovule et, s'il y existait, d'une part, il n'appartiendrait pas au placente, et de l'autre, il ne pourrait pas protéger le micropyle, puisqu'il serait situé du côté opposé.

Cette erreur d'attribuer le rétinacle de la graine au placente ou à la cloison a été commise d'ailleurs par beaucoup d'autres botanistes, notamment par Endlicher (1840), Nees (1847),

1) *Loc. cit.*, p. 284, 1895.
2) *Loc. cit.*, p. 316.
(3) Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 413, 1891.

Decaisne (1868), Duchartre (1885), etc. M. Lindau a bien vu, au contraire, qu'il provient en réalité du funicule (1895).

Ainsi séparée au-dessus du rétinacle, la graine est formée d'un tégument et d'un embryon, sans trace d'albumen. Le tégument, rouge brun, luisant et dépourvu de méristèles, n'offre pas ici, autour du hile, de bourrelet épidermique, comme dans les Thunbergies, mais seulement contre le hile et sur son bord externe une marque aplatie, provenant de la pression du rétinacle.

L'embryon est droit, à courte tigelle entièrement cachée, ainsi que la radicule, et même dépassée, par les oreillettes descendantes des deux cotyles. Celles-ci sont larges et plates, plan-convexes, et situées de part et d'autre du plan de symétrie : en d'autres termes, le plan médian de l'embryon est perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule et de la graine : en un mot, l'embryon est accombant. Quant à sa direction, il faut remarquer qu'il ne tourne pas sa radicule en bas et en dedans, vers le micropyle de l'ovule, comme on devrait s'y attendre, puisque c'est la règle. C'est très loin du micropyle, au contraire, vers le milieu du bord supérieur ou externe de la graine, en un point diamétralement opposé au hile, marqué au dehors par une très légère échancrure de ce bord, que se trouve la radicule. Par suite, l'embryon est renversé (1).

Cette singulière anomalie de direction est sans aucun doute provoquée par le crochet que fait ici le prothalle femelle en enfonçant son sommet, où se trouve l'œuf et où se forme l'embryon, dans le nodule nourricier différencié, comme il a été dit plus haut, dans l'épaisseur du tégument. Ce crochet reporte, en effet, vers le haut d'abord l'oosphère et l'œuf, plus tard la radicule de l'embryon, qui à son défaut sont tournés vers le bas. Les cotyles renferment beaucoup d'amidon en gros grains : l'embryon est donc amylacé. Baillon l'a décrit

(1) Baillon d'abord, en 1891 (*Loc. cit.*, p. 412, fig. 324), puis M. Lindau en 1895, ont publié une coupe longitudinale de la graine d'Acanthe passant par le plan de symétrie, c'est-à-dire entre les deux cotyles ; on y voit la radicule rapprochée du hile et tournée vers le micropyle, comme si l'embryon avait pris la direction normale. Il y a là une erreur à corriger. En outre, la graine est figurée par M. Lindau comme attachée à un cordon, qui est sans doute le funicule, et non le rétinacle comme l'indique la légende (*Loc. cit.*, p. 318, fig. 127, O et P, 1895).

comme « charnu, à radicule infère » (p. 414) : deux erreurs.

La même structure du funicule, avec son rétinacle, tantôt élargi en lame et arrondi ou tronqué au sommet, comme dans les Acanthes (*Justicia*, etc.), tantôt aminci, creusé en gouttière et pointu au sommet (*Ruellia*, *Aphelandra*, etc.), la même structure aussi du corps de la graine, avec son embryon accombant, se retrouvent dans une série d'autres genres, tant de ceux où la capsule a, comme dans les Acanthes, deux graines dans chaque loge (*Justicia*, *Aphelandra*, etc.), que de ceux où elle a deux séries de graines superposées le long de la crête médiane de chaque valve (*Ruellia*, *Dipteracanthus*, etc.). Il faut remarquer seulement qu'ici l'embryon, normalement dirigé, tourne sa radicule en bas et en dedans, contre le hile, c'est-à-dire vers le micropyle de l'ovule ; il est donc dressé. Cela tient à ce que, dans tous ces genres, y compris les Aphélandres et les genres voisins, le prothalle femelle arrête son sommet descendant sous le tube micropylaire, sans le relever ensuite en l'enfonçant en crochet dans l'épaisseur du tégument, comme il a été dit plus haut. L'embryon est d'ailleurs tantôt droit avec très courte tigelle (*Ruellia*, etc.), tantôt courbe avec longue tigelle (*Justicia*, etc.), mais partout dépourvu d'amidon (1). Par leur embryon amylacé et à direction anomale, les Acanthes prennent donc, dans ce second groupe, une place à part, qui déjà leur était dévolue, comme il a été dit plus haut, par la structure de la cloison ovarienne et surtout par la singulière conformation du prothalle femelle.

En résumé, la structure du fruit et de la graine vient s'ajouter à celle du pistil et de l'ovule pour réunir tous ces genres en un seul et même groupe, nommé pour le moment les Acanthées. Il est à remarquer que, dans ce second groupe, où le plan de symétrie de l'ovule et de la graine est parallèle à la cloison et où l'embryon est accombant, la seconde différence

(1) Quoique dépourvues de grains d'amidon, les cotyles des Justicies (*Justicia ventricosa*, etc.) bleuissent lentement par l'iode. Mais ce sont ici les membranes cellulaires, épaissies et d'aspect collenchymateux, qui prennent cette coloration, se montrant ainsi formées ou tout au moins imprégnées d'une substance analogue ou identique à l'amidon. Très rare, ce même phénomène a été déjà observé, comme on sait, dans les cotyles de quelques Légumineuses, comme le Tamarin (*Tamarindus*), l'Hyménée (*Hymenæa*), etc.

annulant l'effet de la première, l'embryon se trouve être, dans le fruit, orienté comme dans le premier groupe, c'est-à-dire avec plan médian perpendiculaire à la cloison, mais tourné en sens inverse, puisqu'il est normalement dressé et non renversé.

5. — Conclusion. Dédoublement de la famille.

De tout ce qui précède il résulte que, d'après la structure du pistil et de l'ovule d'une part, du fruit et de la graine de l'autre, les genres réunis jusqu'ici dans la famille des Acanthacées forment deux groupes bien distincts, et seulement deux, le premier ayant pour type les Thunbergies, nommé ici provisoirement les Thunbergiées, le second ayant pour type les Acanthes, nommé ici provisoirement les Acanthées.

Dans le premier, le pistil ferme ses carpelles par concrescence; la cloison y est tout d'une pièce et, dans le fruit, se sépare des valves en demeurant interposée aux graines. Dans le second, le pistil ferme ses carpelles par soudure ou par simple rapprochement; la cloison est formée de deux moitiés qui, dans le fruit, se séparent l'une de l'autre en demeurant attachées aux valves sous forme de crêtes médianes. Cette différence dans le mode de fermeture des carpelles et dans le mode de déhiscence du fruit, en implique une autre dans le mode de formation des loges, qui naissent séparément par voie de creusement chez les Thunbergies, ensemble par subdivision d'une loge d'abord unique chez les Acanthes, différence déjà signalée par Payer en 1857 (1).

Dans le premier groupe, les ovules, qu'ils se réduisent à deux ou qu'ils se superposent en deux rangées, sont sessiles, insérés en placentation ventrale submarginale, très faiblement campylotropes à micropyle supérieur, c'est-à-dire hyponastes, à plan de symétrie longitudinal perpendiculaire à la cloison, c'est-à-dire parallèle au plan médian du carpelle. Les graines, également dépourvues de funicule et par conséquent de rétinacle, ont un embryon renversé et incombant (2).

(1) Payer, *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, p. 587, 1857.

(2) A l'exemple de Nees, M. Lindau, après avoir dit exactement (*loc. cit.*, p. 284) que les Tunbergioïdées et les Nelsonioïdées n'ont pas de jaculateurs, c'est-à-dire

Dans le second, les ovules, qu'ils se réduisent à deux ou qu'ils se superposent en deux rangées, sont plus ou moins longuement funiculés, insérés en placentation marginale et relevés contre la cloison, complètement campylotropes à micropyle inférieur et externe, c'est-à-dire exonastes, à plan de symétrie longitudinal parallèle à la cloison, c'est-à-dire perpendiculaire au plan médian du carpelle. Les graines, pourvues d'un funicule muni d'un rétinacle, ont un embryon normalement dressé, renversé seulement dans les Acanthes et les genres voisins, pour la raison expliquée plus haut, et toujours accombant.

Le monographe de la famille dans le Prodrome de A. P. de Candolle, Nees d'Esenbeck, d'après l'ensemble des caractères connus de lui, notamment d'après l'absence ou la présence de rétinacles, l'a partagée en 1847 en deux groupes primordiaux, considérés par lui comme deux sous-familles, qu'il a nommés, le premier *Anechmatacanthées*, le second *Echmatacanthées*, et qu'il a subdivisés ensuite, le premier en deux, le second en neuf tribus (1).

Ce groupement binaire des genres n'a pas été adopté par les auteurs qui ont suivi. Bentham et Hooker, en 1876, les ont, en effet, répartis dans cinq (2), Baillon, en 1891, dans six (3) et M. Lindau, en 1895, dans quatre (4) groupes de première et d'égale valeur, nommés tribus par les premiers auteurs, séries par le second, sous-familles par le troisième. En introduisant dans la question toute une série de caractères nouveaux, le présent travail confirme pleinement la justesse de l'opinion plus simple de Nees d'Esenbeck. Ces plantes ne forment bien que deux groupes primordiaux.

On peut se demander maintenant si l'on tient un compte

de rétinacles, assigne à ces mêmes plantes (p. 287) des jaculateurs papilliformes. Il s'agit évidemment du bourrelet épidermique qui entoure le hile de la graine dans ces plantes ; mais ce bourrelet appartient au tégument, non au funicule, et n'est donc pas un jaculateur. Cette méprise est regrettable en ce qu'elle a pour effet d'amoindrir et même de masquer la différence profonde qui sépare, sous ce rapport, le premier groupe du second.

(1) *Prodromus*, XI, p. 48, 1847. De ἔχμα, soutien.

(2) *Genera*, II, p. 1062, 1876.

(3) *Histoire des plantes*, X, p. 419, 1891.

(4) *Loc. cit.*, p. 287, 1895.

suffisant de l'ensemble de leurs caractères différentiels en regardant ces deux groupes comme des sous-familles et s'il ne serait pas préférable de les séparer davantage, en érigeant le groupe qui a pour type les Thunbergies en une famille autonome, sous le nom de *Thunbergiacées*.

Suivant que les carpelles y sont biovulés ou multiovulés, que l'ovaire a deux loges avec fruit capsulaire ou une seule loge avec fruit drupacé, que la graine est albuminée ou non, les onze genres de cette nouvelle famille se grouperont alors en trois tribus, comme il suit :

THUNBERGIACÉES. Ovaire	biloculaire à loges biovulées. Capsule. Pas d'albumen.....	*Thunbergiées.*
	uniloculaire à loge biovulée. Drupe. Pas d'albumen.....	*Mendonciées.*
	biloculaire à loges multiovulées. Capsule. Un albumen.....	*Nelsoniées.*

Malgré la différence du fruit, les deux premières tribus se ressemblent plus entre elles qu'elles ne ressemblent à la troisième. Les Thunbergiées et les Mendonciées ont, en effet, la corolle tordue actinomorphe et leur tige n'a pas de tubes criblés à la périphérie de la moelle, tandis que les Nelsoniées ont la corolle imbriquée zygomorphe et possèdent des tubes criblés circumméduillaires.

Le second groupe, constituant la nouvelle famille des Acanthacées ainsi réduite, beaucoup plus nombreux que l'autre puisqu'il comprend 166 genres, sera de même partagé en tribus, qui sont au nombre de neuf si l'on suit Nees d'Esenbeck, de trois si l'on suit Bentham et Hooker, de quatre si l'on suit Baillon, de deux seulement, les Contortées et les Imbriquées, si l'on suit M. Lindau, qui les partage ensuite, il est vrai, chacune en sous-tribus, dont le nombre s'élève en totalité jusqu'à dix-neuf (1).

Dans tous les cas, il est nécessaire de séparer tout d'abord de tous les autres le genre Acanthe et ceux qui s'y rattachent directement, tant à cause de la conformation du calice, de la

(1) Pour définir ces dix-neuf sous-tribus, M. Lindau, qui, à la suite de M. Radlkofer, a fait une étude approfondie de la conformation des grains de pollen, si variée et si intéressante dans cette famille, s'est servi avec succès de ce caractère nouveau.

corolle unilabiée et des anthères à deux sacs polliniques avec grains de pollen munis de trois plis sans pores, qu'à cause de la structure du pistil et de l'ovule d'abord, du fruit et de la graine ensuite, pour en faire une première tribu, les *Acanthées*. Admise par tous les auteurs, cette tribu n'était caractérisée jusqu'à présent que par la corolle unilabiée. Bentham et Hooker (1), à leur exemple Baillon (2) et plus tard M. Lindau (3), ont attribué à tort à la graine de ces plantes la même conformation qu'à celle des Ruelliées, où l'embryon est dressé. On sait maintenant qu'il en est tout autrement et que l'embryon y est non seulement renversé, mais encore amylacé. Par l'ensemble de ses caractères actuellement connus, cette tribu prend une place à part dans la famille nouvelle, différant beaucoup plus des autres que celles-ci ne diffèrent entre elles.

Quant aux autres genres, très nombreux, on pourra d'après la préfloraison, tordue ou imbriquée, de la corolle, qui est d'ordinaire actinomorphe dans le premier cas, zygomorphe et bilabiée dans le second, et suivant que chaque loge du pistil renferme deux ovules ou deux séries d'ovules superposés, les répartir en quatre tribus. Avec préfloraison tordue, il y a deux ovules chez les *Barlériées*, deux rangs d'ovules chez les *Ruelliées*. Avec préfloraison imbriquée, il y a de même deux ovules chez les *Justiciées*, deux rangs d'ovules chez les *Andrographidées*.

A part celle des Acanthées, ces tribus pourront être ensuite subdivisées, d'après la conformation des grains de pollen, en sous-tribus, comme l'a indiqué M. Lindau.

Il faut remarquer cependant que la tribu des Justiciées, ainsi définie, renferme les Aphélandres et les genres voisins, lesquels, par leurs anthères à deux sacs polliniques, par leurs grains de pollen à trois plis sans pores, par leur cloison ovarienne munie de quatre massifs gélatineux et aussi par l'absence de cystolithes, ressemblent plus que tous les autres aux Acanthées. Ils leur ressemblent aussi par la fermeture en cylindre de la méristèle médiane du pétiole, qui, dans tous les autres genres, demeure largement ouverte en arc, différence

(1) Bentham et Hooker, *Genera*, II, p. 1062, 1876. « Semina Ruelliearum ».
(2) Baillon, *Histoire des plantes*, X, p. 420, 1891. « Graines des Ruelliées ».
(3) Lindau, *Loc. cit.*, p. 318, fig. 127, P, 1895.

corrélative, comme je m'en suis assuré, de l'absence ou de la présence des cystolithes. Ils en diffèrent pourtant par la corolle bilabiée, par l'ovule, sans nodule nourricier et sans crochet au prothalle femelle, et par la graine, où l'embryon est dressé et oléagineux. On est donc conduit, à l'exemple de Nees d'Esenbeck et de M. Lindau, à les détacher en une tribu distincte, les *Aphélandrées*.

Cela fait, les Acanthées et les Aphélandrées, ayant en commun, outre la préfloraison imbriquée de la corolle, tous les caractères qu'on vient de rappeler, pourront être réunies en une sous-famille, sous le nom de *Acanthoïdées*, tandis que les quatre autres tribus formeront ensemble une autre sous-famille, sous le nom de *Justicioïdées*.

Le tableau suivant résume cette division sommaire de la famille nouvelle en deux sous-familles et six tribus :

ACANTHACÉES	Pas de cystolithes. ACANTHOÏDÉES.	Corolle imbriquée,	unilabiée. Embryon renversé		*Acanthées.*
			bilabiée. Embryon dressé.		*Aphélandrées.*
	Des cystolithes. JUSTICIOÏDÉES.	Corolle	imbriquée. Carpelles	biovulés	*Justiciées.*
				multiovulés.	*Andrographidées.*
			tordue. Carpelles	biovulés	*Barlériées.*
				multiovulés.	*Ruelliées.*

Pour terminer, remarquons que la structure du corps végétatif de ces plantes, telle qu'elle est actuellement connue, vient confirmer le dédoublement de la famille, ici proposé comme conclusion du présent travail. Les Thunbergiacées, en effet, n'ont pas de cystolithes, comme on sait, tandis que la plupart des Acanthacées en possèdent, et lorsque la structure de leur tige est anomale, l'anomalie en est différente de celle de la tige des Acanthacées anomales.

D'autre part, la structure du corps végétatif confirme aussi la division primordiale en deux sous-familles, introduite ici dans la famille nouvelle des Acanthacées. Les Acanthoïdées diffèrent, en effet, des Justicioïdées d'abord par l'absence de cystolithes, puis par la fermeture en cylindre de la méristèle médiane et aussi des deux petites méristèles latérales du pétiole, enfin, quand leur tige est anomale, par la nature de son anomalie, qui consiste, comme on le sait chez les Acanthes, dans la présence de faisceaux cribro-vasculaires inverses à la périphérie de la moelle.

La production de cystolithes, qui contribue ainsi fortement à distinguer d'abord la famille des Acanthacées de celle des Thunbergiacées, puis dans la première la sous-famille des Justicioïdées de celle des Acanthoïdées, est un caractère très important, dont la haute valeur au point de vue de la Classification ne paraît pas avoir été suffisamment appréciée jusqu'à présent. On n'en connaît même pas encore tous les aspects chez les Acanthacées. Ainsi, on n'a pas remarqué qu'elle y coïncide toujours, comme il vient d'être dit, avec une conformation particulière de la région stélique dans le pétiole de la feuille, déjà visible à l'œil nu sur la tranche. Quand il y a des cystolithes, c'est-à-dire chez les Justicioïdées, les trois méristèles inégales, la médiane très large, les deux latérales très étroites, qui résultent de la trifurcation à la base de la feuille de la méristèle toujours unique qu'elle prend à la stèle de la tige, sont et demeurent ouvertes en arc. Quand il n'y en a pas, c'est-à-dire chez les Acanthoïdées, elles se ferment aussitôt chacune en cylindre, de manière à simuler trois stèles, la médiane très épaisse avec moelle, les deux latérales très minces sans moelle.

On ne paraît pas avoir remarqué non plus que, chez les Justicioïdées, la localisation des cystolithes change très souvent dans la même plante, suivant qu'on les considère dans la tige et dans le pétiole d'une part, dans le limbe de la feuille d'autre part. Le botaniste à qui l'on doit le travail le plus étendu sur la répartition et la forme des cystolithes chez les Acanthacées, M. Hobein, ne les a étudiés que dans le limbe de la feuille (1). Il les y a vus situés presque toujours dans l'épiderme, chez trois genres seulement (*Adhatoda*, *Anisotes*, *Harpochilus*) dans le mésophylle, c'est-à-dire dans l'écorce. Il en est tout autrement lorsqu'on les étudie dans la tige et dans le pétiole, où ils offrent toujours la même disposition. Ils y sont, en effet, le plus souvent corticaux, répandus d'ordinaire dans toute l'épaisseur de l'écorce, avec prédominance dans la zone moyenne, rarement localisés dans son assise externe sous l'épiderme (*Ruellia*, etc.). Il en résulte que le plus souvent les cystolithes changent de situation dans la même plante, de corticaux dans la tige et le

1) Hobein, *Ueber den systematischen Werth der Cystolithen bei den Acanthaceen* (Bot. Jahrb. für Systematik, V, p. 422 et p. 438, 1884).

pétiole devenant épidermiques dans le limbe. Pourtant, il arrive aussi qu'ils conservent la même situation dans ces trois régions, tantôt épidermiques partout (*Justicia*, *Brillantaisia*, *Asystasia*, *Eranthemum*, *Beloperone*, etc.), tantôt corticaux partout (*Fittonia*, *Andrographis*, *Dianthera*, *Adhatoda*, *Jacobinia*, etc.).

Ainsi nettement distinguées l'une de l'autre, les Thunbergiacées et les Acanthacées doivent être pourtant maintenues côte à côte dans la classification de l'alliance des Scrofulariales, au sein de l'ordre immense des Transpariétées unitegminées. Malgré leurs différences, elles n'en continuent pas moins à se ressembler entre elles beaucoup plus qu'à toute autre de cette alliance. Les Bignoniacées, par exemple, dont on les rapproche souvent, en sont encore bien loin.

On trouve, en effet, chez l'une et chez l'autre famille, des caractères qui, sans appartenir à l'ensemble du groupe, donnent la même physionomie aux genres qui les possèdent. Telle est, notamment, la formation de tubes criblés à la périphérie de la moelle, qui se rencontre, chez les Thunbergiacées, dans les Nelsoniées, et chez les Acanthacées, dans les Barlériées. Telle est aussi la production de tubes criblés dans le bois secondaire, que l'on observe, chez les Thunbergiacées, dans les Thunbergiées et les Mendonciées, et chez les Acanthacées, dans les Barlériées.

Bien plus, elles ont en commun certains caractères qui ne se retrouvent nulle part ailleurs dans le règne végétal. Telle est, notamment, la formation, dans des cellules mères spéciales appartenant au liber de la tige, de la feuille et de la racine, de ces paquets de fibres dissociées, à membrane plus ou moins lignifiée, semblables à des raphides, que Russow y a découvertes en 1880 et que M. Radlkofer a nommées plus tard *raphidines*. On les observe, comme on sait, tout aussi bien chez les Thunbergiacées, dans les Thunbergies et les Mendoncies, que chez les Acanthacées, dans les Aphélandres, Ruellies, Adhatodes, etc. Bien que se rattachant au type ordinaire par une série de transitions, cette sorte particulière de fibres libériennes, puisqu'on ne l'observe pas ailleurs, établit un lien entre ces deux familles.

RECHERCHES

SUR

LES PLANTES AQUATIQUES

Par L. FRANÇOIS

Les recherches que j'ai entreprises sur la biologie d'un certain nombre de plantes aquatiques ont été poursuivies à un double point de vue. Je me suis, tout d'abord, occupé du mode de multiplication par voie végétative de quelques plantes, se rencontrant habituellement sur les rives des cours d'eau, et qui peuvent, par ce moyen, se propager à de grandes distances. Puis j'ai étudié la germination et les premières phases du développement de plusieurs Monocotylédones aquatiques, sujet sur lequel, jusqu'à présent, il n'a pas été fait de travail d'ensemble.

Cette étude sera, en conséquence, divisée en deux parties correspondant chacune à l'une des questions que je me suis proposé d'examiner :

Première partie. — Rôle des stolons submergés dans la multiplication de quelques plantes aquatiques.

Deuxième partie. — Recherches sur la germination d'un certain nombre de Monocotylédones aquatiques.

PREMIÈRE PARTIE

ROLE DES STOLONS SUBMERGÉS DANS LA MULTIPLICATION DE QUELQUES PLANTES AQUATIQUES

INTRODUCTION

On connaît actuellement de nombreuses causes destinées à assurer la dissémination des plantes; dans beaucoup de cas, l'air et l'eau se chargent du transport des fruits ou des graines; d'autres fois on ne peut expliquer la distribution dans l'espace de certaines espèces végétales, que par l'intervention des animaux.

Dans les deux cas précédents, la plante subit passivement l'action des facteurs de dissémination ; mais elle peut souvent aussi, avoir un rôle actif, qui vient s'ajouter au premier. Ce cas se présente lorsque la plante est rampante, lorsqu'elle possède des stolons, des rhizomes, etc. ; en somme, lorsqu'elle produit des organes végétatifs servant à sa propagation et restant en continuité, au moins pendant un certain temps, avec le pied d'où ils tirent leur origine.

Beaucoup d'auteurs se sont occupés des différents modes de multiplication des plantes terrestres ; d'autres ont étudié le même sujet chez les plantes aquatiques et l'on sait avec quelle facilité certaines d'entre elles se multiplient par rhizomes, stolons et même rameaux détachés. L'exemple le plus typique et le plus universellement connu, se rapportant à ce dernier cas, est certainement celui de l'*Elodea canadensis*.

Chez les plantes franchement aquatiques, la multiplication végétative, sous ses diverses formes, est une règle à peu près constante ; et, ce mode de conservation de la plante paraît ici l'emporter de beaucoup sur celui dont le point de départ est la graine.

De très nombreux travaux ont été faits à ce point de vue, et,

ne pouvant les rapporter tous, je signalerai ici quelques-uns d'entre eux. Tout d'abord Irmisch (1) a donné dans un ouvrage général sur les plantes pourvues de bulbes, tubercules ou rhizomes, un certain nombre d'indications sur la multiplication de quelques espèces de Monocotylédones aquatiques. Un peu plus tard Ad. Chatin (2), au cours de recherches d'anatomie comparée végétale, signala, chez les *Potamogeton*, la présence de rameaux particuliers, très riches en amidon, capables de propager la plante, lorsque la souche est trop âgée ou arrachée. Beaucoup plus tard, M. Sauvageau (3) a décrit et figuré des rameaux boutures, appartenant à certaines espèces du genre précédent. Royer (4), dans sa flore de la Côte-d'Or, donne de nombreux détails sur les organes de multiplication végétative des plantes qu'il décrit; en particulier, il signale sur beaucoup de plantes aquatiques la formation de bourgeons d'hiver, plus ou moins serrés, auxquels il donne le nom d'hibernacles (5), capables de fournir en se développant, après s'être dans la plupart des cas détachés de la plante mère, une plante semblable à celle dont ils proviennent. Le même auteur signale également la faculté que possèdent un certain nombre d'espèces aquatiques, de se propager par rameaux détachés allant s'enraciner le long des rives. Enfin, tout récemment M. H. Glück (6), dans la seconde partie d'un important ouvrage sur les plantes aquatiques, s'occupe également des bourgeons d'hiver. Il donne les caractères distinguant ces organes des bourgeons ordinaires; indique l'époque de leur apparition et les différentes causes qui peuvent accélérer ou retarder leur formation et leur développement. Le rôle de ces organes est très longuement étudié.

Je me suis proposé, dans ce travail, de rechercher le mode de multiplication de quelques plantes se rencontrant habituel-

(1) Irmisch, *Zur Morphologie der Knollen und Zwiebelgewächse* (Berlin, 1850).

(2) Ad. Chatin, *Recherches d'anatomie comparée végétale* (C. R. Acad. des Sc., 27 novembre 1854).

(3) Sauvageau, *Notes biologiques sur les* Potamogeton (Journ. de Bot., 1894).

(4) Royer, *Flore de la Côte-d'Or* (Paris, 1881).

(5) Ce terme a été employé par d'autres auteurs antérieurement à Royer, en particulier par Treviranus pour le *Potamogeton crispus* (Bot. Zeitung, 1857).

(6) H. Gluck, *Biologische und Morphologische Untersuchungen über Wasser-und Sumpfgewächse* (Theil II, 1907).

lement dant des stations très mouillées et qui, malgré cela, n'ont pas une vie exclusivement aquatique : ces plantes s'accommodant de terrains marécageux, mais aussi parfois pouvant vivre sur des sols très peu humides.

D'une façon générale, les espèces qui font l'objet de cette étude ont été toutes examinées sur place. La végétation du *Mentha aquatica*, en particulier, a été suivie en différents endroits des berges de cours d'eau (canaux et rivières), pendant plusieurs années. D'autre part, un certain nombre d'expériences ont été conduites de pair avec l'étude des plantes en place et sont venues confirmer les points laissés obscurs par l'observation directe. J'étudierai d'abord, avec détail, deux espèces végétales assez éloignées, le *Mentha aquatica* et le *Lysimachia vulgaris* ; puis plus rapidement, d'autres plantes, dont deux : le *Lycopus europæus* et le *Stachys palustris* se rapprochent, au point de vue où je me suis placé, du *Mentha aquatica*, comme on peut s'y attendre.

Dans les pages qui vont suivre, je donnerai, chaque fois qu'il le sera nécessaire, les indications bibliographiques, se rapportant plus particulièrement à l'objet de mon travail.

CHAPITRE PREMIER. — *MENTHA AQUATICA*

I. — Morphologie externe des stolons submergés (1).

Au commencement de l'eté, il se forme généralement dans la région où la tige principale s'est courbée pour devenir ascendante, et sur quelques nœuds, souvent aériens, parfois souterrains, mais près du niveau du sol, des stolons qui, se dirigeant vers l'eau, y pénètrent et y flottent en se tenant d'habitude un peu au-dessous du niveau. L'extrémité végétative s'incline peu à peu vers le fond, et l'ensemble, qui peut dépasser 2 mètres,

(1) Irmisch (*Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen*, Halle, 1856), signale l'existence de stolons aquatiques, mais cet auteur, dans les quelques lignes qu'il leur consacre, n'a en vue que l'aspect de leurs feuilles, il les regarde comme représentant des formes de passage gradué entre les écailles et les feuilles normales, sans d'ailleurs insister sur la forme même de ces feuilles aquatiques.

prend l'aspect d'une courbe plus ou moins allongée, portant à chaque nœud une paire de feuilles et des racines latérales (fig. 1).

Près de leur point de départ, tant qu'ils rampent sur le sol, ces stolons à quatre angles nets sont peu épais (environ 2 millimètres) et ont leurs entre-nœuds moyennement allongés (en général de 3 à 5 centimètres) (1), mais aussitôt arrivés dans l'eau ils s'arrondissent et s'épaississent sans toutefois perdre complètement leur allure carrée générale. A partir du point où les stolons deviennent aquatiques, leur épaisseur se main-

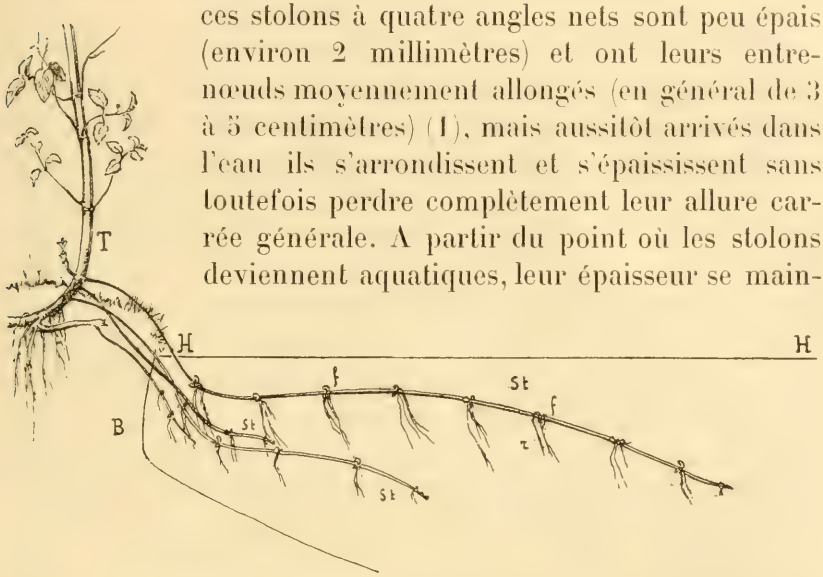


Fig. 1. — *Mentha aquatica.* — Disposition générale des stolons aquatiques; S*t*, stolons aquatiques : *f*, paires de feuilles ; *r*, groupes de racines ; T, tige de la souche terrestre ; B, berge ; HH, niveau de l'eau.

tient en moyenne entre 3 et 5 millimètres suivant les échantillons. D'autre part, la torsion habituelle des parties aériennes rampantes, grâce à laquelle les feuilles se disposent sur deux rangées, est, ici, peu ou pas marquée et les feuilles se placent sur quatre rangs. La teinte des stolons est variable avec l'éclairement, elle peut être pourpre ou blanche, mais est généralement verte, plus ou moins pourprée sur les faces supérieures. Les feuilles, opposées à chaque nœud, petites, ovales, peu ou pas pétiolées, mais seulement rétrécies à la base, ont un limbe qui ne dépasse guère 10 à 12 millimètres ; dans toutes leurs parties elles sont beaucoup plus simples que les feuilles aériennes de la tige dressée (fig. 2). La plupart du temps elles

(1) Lorsque le stolon est d'abord souterrain, par conséquent à l'état de rhizome, son épaisseur est un peu plus grande que dans les portions rampantes qui font suite.

se tordent et se recourbent de façon à présenter autant que possible leur face ventrale à la lumière. Enfin, le stolon se termine par un bourgeon dissocié par suite de la croissance intercalaire rapide des premiers entre-nœuds (1).

Fig. 2. — *Mentha aquatica.* — F, feuille aérienne; *f*, feuille submergée d'un stolon aquatique.

Les bourgeons axillaires, surtout ceux des nœuds moyens et terminaux, se développent en rameaux, dont beaucoup, formés de quelques entre-nœuds très rapprochés, restent courts et se redressent verticalement; d'autres, moins nombreux, s'allongent, se comportent comme l'axe principal et donnent lieu aux mêmes observations.

Les racines latérales des stolons submergés peuvent dépasser 10 centimètres, mais ont en moyenne 5 et 6 centimètres de long; en vieillissant elles se ramifient et, toutes, sauf les plus jeunes qui demeurent blanches pendant quelque temps, sont colorées en vert par suite de la présence de chlorophylle dans les cellules de leur écorce. En ce qui concerne le mode d'attache de ces racines, on peut établir trois cas principaux :

Les unes, opposées, alternant avec les feuilles, existent à chaque nœud, ce sont les racines latérales habituelles. Les autres apparaissent, soit un peu au-dessus et généralement par côté d'un bourgeon axillaire, soit près du point d'attache des feuilles. Ces trois groupes de racines peuvent d'ailleurs exister simultanément, sauf au niveau des derniers nœuds où l'on trouve seulement les racines de la première catégorie.

D'une façon générale, ces organes ont toujours tendance à se former sur les faces qui regardent le fond. En ce qui concerne les racines du premier groupe, si les faces opposées sur lesquelles elles doivent apparaître sont telles que l'une d'elles soit tournée vers le haut, la racine supérieure avorte ou bien se recourbe immédiatement vers le bas.

(1) M. Maige a signalé un phénomène identique chez les rameaux rampants (*Annales des Sciences naturelles*, 1900).

Ajoutons, pour terminer cette description des stolons submergés, que les feuilles et les racines des nœuds voisins de la souche, se détruisent généralement, laissant de légères saillies comme traces de leur existence.

2. — Morphologie interne.

Les particularités de ces organes sont, d'une façon générale, en relation avec le milieu aquatique où ils se sont développés. Outre la présence de lacunes aérifères et la réduction de l'appareil de soutien, signalons les caractères suivants :

Stolon. — a. *Épiderme*. — Les cellules épidermiques sont pourvues d'une cuticule épaisse et striée, et elles contiennent assez souvent un pigment rouge (anthocyanine) dissous dans le suc cellulaire. Il existe des stomates peu nombreux dont les cellules proéminentes possèdent seules de la chlorophylle. Quant aux poils sécréteurs, ils sont abondants, surtout sur les parties jeunes, et ont le même aspect que ceux des tiges aériennes.

b. *Écorce*. — Les cellules corticales forment d'abord quelques couches assez serrées au voisinage de l'épiderme, puis s'arrondissent laissant entre elles de grandes lacunes, sauf aux angles, où le collenchyme habituel des tiges des plantes de la famille des Labiées est encore très net, quoique réduit. Les cellules endodermiques sont pourvues d'un anneau épaissi; ces épaississements commencent à apparaître dès le troisième ou le quatrième entre-nœud et s'accentuent de plus en plus pour finir par occuper l'étendue entière des parois latérales des cellules. Toutes les régions de l'écorce contiennent de la chlorophylle dont la proportion va en diminuant à mesure qu'on se rapproche du cylindre central (fig. 3 et 4).

c. *Cylindre central*. — Le cylindre central possède, comme c'est le cas général chez les Labiées, des faisceaux libéroligneux angulaires, en dehors desquels se trouvent quelques fibres lignifiées péricycliques. Outre les faisceaux précédents, il en existe toujours de plus petits, placés latéralement : ce sont les faisceaux foliaires. Quant à la moelle, elle est dépourvue de lacune centrale.

D'autre part, à une distance très courte de l'extrémité du sto-

lon, l'assise génératrice est continue, il s'est formé alors un anneau complètement lignifié en face duquel se sont différenciés de place en place des faisceaux libériens.

Le cylindre central peut contenir de la chlorophylle : on en trouve dans le péricycle et parfois même un peu dans la moelle.

Feuilles. — L'épiderme est cutinisé et

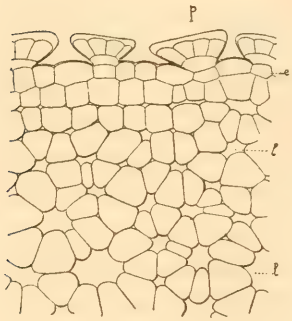


Fig. 3. — *Mentha aquatica.* — Épiderme et portion de l'écorce d'un entre-nœud très jeune d'un stolon submergé ; P, poils sécréteurs ; *e*, épiderme ; *l*, lacunes.

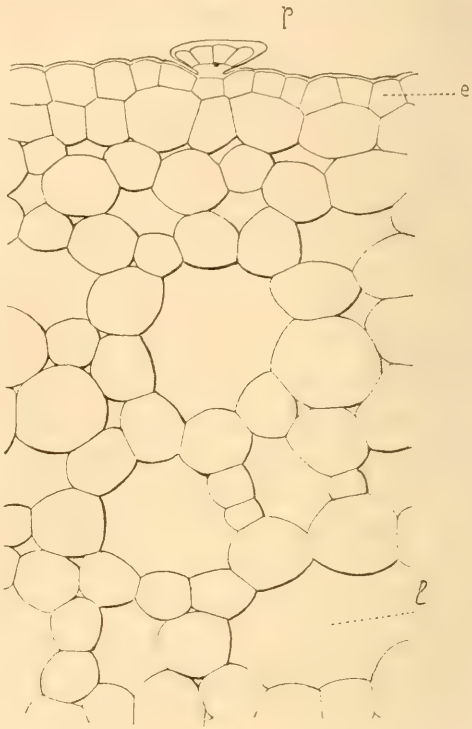


Fig. 4. — *Mentha aquatica.* — Épiderme et portion de l'écorce d'un entre-nœud de la région moyenne d'un stolon submergé. Mêmes lettres que dans la figure 3. Même échelle que celle de la figure 3.

dépourvu de chlorophylle, sauf dans les cellules stomatiques. Les stomates et les poils sécréteurs, moins nombreux que dans les feuilles aériennes, sont répartis à peu près également sur les deux faces. Le parenchyme est homogène et formé par un tissu lacuneux et chlorophyllien où les cellules sous-épidermiques sont légèrement épaissies en face des nervures.

Racines. — a. *Assise pilifère.* — L'assise pilifère prolonge çà et là quelques-unes de ses cellules en poils absorbants et s'exfolie assez tardivement.

b. *Écorce.* — L'assise subéreuse est formée de grandes cellules allongées dans le sens radial en section transversale ;

elles sont épaissies sur leurs faces latérales, mais parfois aussi sur tout leur pourtour. Les cellules de la zone corticale externe sont arrondies, laissant entre elles des méats ou des lacunes généralement plus développées dans les racines âgées. Dans la zone corticale interne les cellules se disposent régulièrement en séries radiales avec de larges méats ; dans les portions âgées des racines, il y a tendance à se former, entre ces files de cellules, de grandes lacunes rayonnantes. Les cellules endodermiques présentent des épaississements cutinisés sur leurs faces latérales (fig. 5). D'une façon générale, ces racines aquatiques contiennent de la chlorophylle dans leur écorce, l'assise subéreuse exceptée.

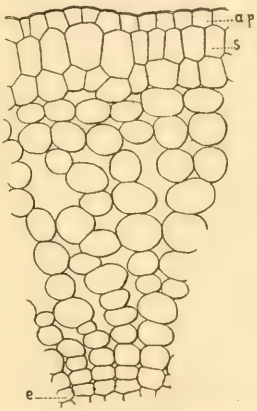


Fig. 5. — *Mentha aquatica.* — Assise pilifère et écorce d'une racine d'un stolon aquatique ; coupe près de la base ; *ap*, assise pilifère ; *s*, assise subéreuse ; *e*, endoderme.

c. *Cylindre central.* — Les faisceaux ligneux sont en nombre variable avec la taille et les différentes régions de la racine. Une coupe faite à environ 1 centimètre du sommet d'une racine appartenant au troisième nœud avant l'extrémité du stolon, présente 5 faisceaux ligneux. En d'autres points, ou sur d'autres racines, on pourrait en trouver 6 et même davantage sur les vieilles racines.

La moelle, dont le rayon atteint environ l'épaisseur de l'écorce, peut être assez tôt complètement lignifiée, mais elle ne l'est généralement pas dans les jeunes racines ou les parties jeunes des racines plus âgées.

3. — Rôle des stolons aquatiques.

En automne et parfois dès la fin de l'été, l'extrémité végétative se redresse, formant un axe vertical, avec quelques paires de feuilles; cet axe généralement très court est un peu plus gros que le reste du stolon. Sur les nœuds situés dans la zone courbée se produisent de fortes racines latérales, assez nom-

breuses, atteignant ou non le fond, suivant la courbure du stolon ou la profondeur de l'eau.

Durant la plus grande partie de l'hiver elles ne se fixent pas ; tout au moins ce cas est peu fréquent, car je ne l'ai jamais constaté sur de très nombreux échantillons examinés en place d'une manière suivie (1). En somme, d'une façon générale, pendant tout l'hiver la croissance de ces organes est très ralentie.

Fig. 6. — *Mentha aquatica.* — Extrémité redressée et épaissie d'un stolon aquatique avant l'enracinement.

En février ou mars, l'extrémité végétative se remet à croître ; sur l'axe redressé se forment des feuilles de même aspect extérieur que celles produites vers la fin de l'été, mais beaucoup plus fortes ; il en est de même de l'axe, depuis son bourgeon terminal jusqu'à la portion du stolon précédant de quelques nœuds la partie courbée. Les nœuds de toute cette région sont d'ailleurs très rapprochés. A ce moment les racines s'enfoncent dans le sol où elles finissent par se fixer solidement. Les différences de taille que je viens de signaler sont dues très probablement à un accroissement de nutrition, qui se manifeste même avant que les racines se soient fixées (2) (fig. 6). Au delà d'une distance assez courte, à partir du point d'enracinement cet accroissement ne se fait plus sentir et les portions du stolon, situées loin de ces points, se détruisent, séparant ainsi la souche de la portion submergée enracinée, qui forme ainsi un nou-

(1) Sur les berges à pente très douce, ou à pente régulière, par exemple dans les parties maçonnées des berges de canaux, il peut arriver que des stolons suivent à peu près cette pente, alors ils peuvent s'enraciner çà et là au niveau de quelques nœuds, mais d'habitude l'extrémité reste flottante.

(2) Dans les rhizomes, en général, M. Van Tieghem pense que le redressement de l'extrémité végétative peut être causé par une nutrition plus active d'où résulte une plus forte croissance (*Traité de Botanique*, I, p. 269).

veau pied, parfois complètement aquatique, alors que le plant dont il provient est terrestre. D'autre part, il arrive souvent que la portion du stolon dont il vient d'être parlé se désorganise

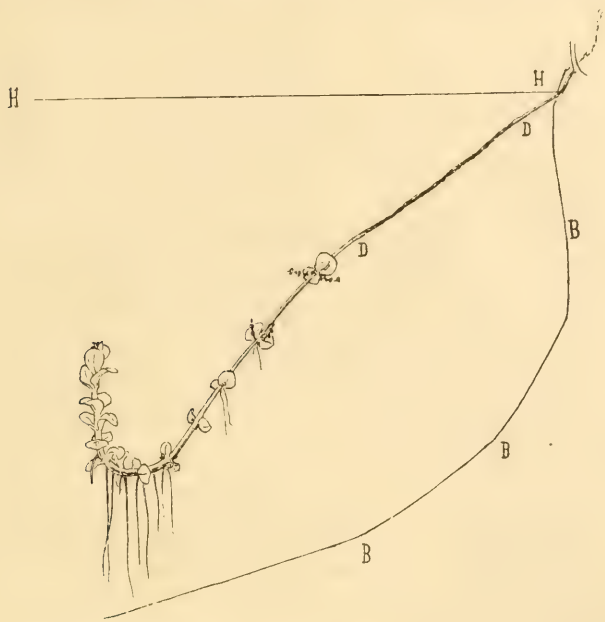


Fig. 7. — *Mentha aquatica.* — Aspect général d'un stolon aquatique en hiver : DD, portion désorganisée ; HH, niveau de l'eau ; BB, berge.

avant l'enracinement (fig. 7), on voit alors des rameaux détachés, qui, entraînés par le courant le long des berges et placés à l'abri des remous, s'enracinent et forment des souches nouvelles.

En général un certain nombre de rameaux latéraux, restés courts pendant l'hiver, se développent comme l'extrémité du stolon, mais jamais dans des proportions aussi considérables. Les touffes de racines qui se trouvent sur les nœuds d'où ces rameaux partent, peuvent se fixer au sol, c'est ce qui se produit sur les berges peu inclinées où le stolon est toujours plus fort et par suite peut fournir un nouveau plant plus vigoureux que ceux donnés par les rameaux axillaires.

Quant aux feuilles, nées au printemps et dans l'eau sur les axes enracinés, dimensions mises à part, elles ressemblent aux feuilles submergées ordinaires, quoique déjà un peu plus dentées

et sont souvent fortement pourprées ; mais à mesure que la tige sort de l'eau les feuilles se rapprochent de plus en plus du type aérien qui finit par persister seul.

CHAPITRE II. — *LYSIMACHIA VULGARIS.*

I. — Morphologie externe des stolons submergés.

Environ aux mêmes époques que le *Mentha aquatica*, le *Lysimachia vulgaris* produit des stolons qui deviennent aquatiques. Ces formations ont été signalées par Royer (1) qui, à ce sujet, s'exprime de la façon suivante : « Quand le *L. vulgaris* croît sur les berges des rivières, les drageons sortent assez souvent de la terre par l'effet de la déclivité du sol et passent à l'état de stolons qui s'avancent dans l'eau, y flottent, s'y ramifient et peuvent atteindre 4 à 5 mètres de longueur. »

J'ai étudié longuement et sur un grand nombre de plantes en place ces formations et voici les observations qu'il convient d'ajouter aux précédentes.

Les stolons, tout d'abord, peuvent se former assez haut sur la tige, au-dessus du sol, à tel point qu'on peut trouver en opposition au même nœud, une branche ascendante avec feuilles aériennes ordinaires et un stolon écailleux à longs entre-nœuds allant flotter dans l'eau (fig. 8). Ce cas, il est vrai, n'est pas très fréquent et la plupart du temps les stolons aquatiques se développent à la base de la tige dressée dans la région où le rhizome qui a fourni cette tige s'est enraciné fortement. Les bourgeons axillaires, aux dépens desquels ces appareils prennent naissance, auraient probablement fourni des rhizomes dans les conditions ordinaires de végétation ; tandis qu'ici la course souterraine de ces ramifications est très courte, souvent nulle.

D'ailleurs, quel que soit le point de départ d'un stolon, il se comporte de la même façon pour des conditions identiques de milieu ; et, dans l'eau il s'allonge plus ou moins, pendant que

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or* (Loc. cit.).

son extrémité végétative s'enfonce, rappelant ainsi la manière de croître des stolons du *Mentha aquatica*.

La longueur de l'axe est en relation avec la nature du cours d'eau dans lequel il flotte ; c'est ainsi que dans les canaux, où le courant est à peu près nul, les stolons sont moins allongés que dans les rivières où ils peuvent dépasser de plusieurs mètres les dimensions indiquées par Royer. Lorsque les stolons sont d'abord terrestres, ils restent minces jusqu'au moment où ils atteignent l'eau ; ensuite ils s'épaississent du double et parfois davantage ; leur diamètre dans la région moyenne peut atteindre 1 centimètre à 1^{cm},5. Les entre-nœuds sont différemment étendus ; les uns, très longs, ont en moyenne 15 centimètres, les autres, plus courts, sont compris entre des nœuds parfois tellement rapprochés que les écailles sont presque opposées. D'ailleurs, çà et là, surtout vers les extrémités des stolons ou de leurs ramifications, on trouve des écailles réellement opposées.

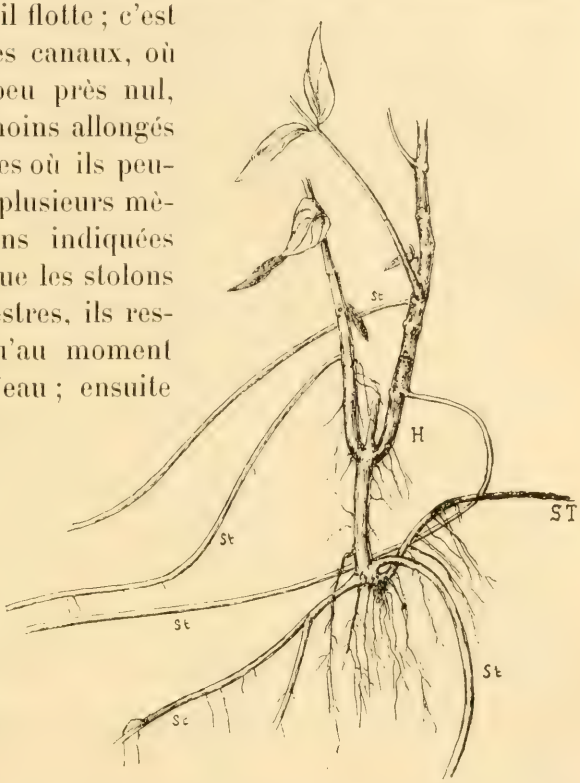


Fig. 8. — *Lysimachia vulgaris*. — Disposition générale des stolons aquatiques d'un pied enraciné dans l'eau ; ST, stolon aquatique de l'année précédente en partie désorganisé, ayant fourni par enracinement de son extrémité le plant pourvu de feuilles, qui à son tour produit de stolons aquatiques, *St*, *St* ; H, niveau de l'eau.

En ce qui concerne la teinte des stolons, on retrouve les mêmes particularités que dans le *Mentha aquatica* ; tant qu'ils sont flottants et en lumière, ils sont colorés en pourpre assez foncé sur la face supérieure, tandis que la face inférieure est généralement plus ou moins verdâtre.

Les feuilles sont ici réduites à des écailles, souvent pourprées, appliquées sur le stolon et portant à leur aisselle un bourgeon axillaire, ce dernier se développe généralement d'une façon normale, mais il peut arriver, d'ailleurs assez rarement, que l'écaille soit déchirée ou même trouée par le rameau issu de ce bourgeon.

Dans le courant du mois de septembre et souvent dès

Fig. 9. — *Lysimachia vulgaris.* — Disposition des racines adventives et des écailles dans la partie terminale d'un stolon aquatique dont l'extrémité est déjà redressée.

le mois d'août, il se forme, sur les stolons submergés, des racines adventives. Il peut s'en produire çà et là, en des points quelconques du stolon, mais c'est principalement dans ses dernières portions que ces racines sont les plus nombreuses et les plus longues. La plupart du temps elles sont réunies par touffes au niveau de deux écailles voisines; ces touffes commencent à apparaître à environ 12 à 15 centimètres de l'extrémité végétative et grandissent à mesure que l'on se rapproche de la région où, comme dans le *Mentha aquatica*, l'axe du stolon va se recourber pour devenir ascendant; comme les entrenœuds sont de plus en plus courts, les touffes de racines sont de plus en plus serrées (fig. 9).

Dans chaque touffe, les racines ne se produisent pas exclusivement sur les parties inférieures ou latérales du stolon, mais aussi sur les parties supérieures, elles se recourbent alors brusquement comme dans le *Mentha aquatica*. Quant à l'extrémité

végétative, dont le changement de direction coïncide avec le développement des grandes racines adventives, elle forme un petit axe ayant au plus quelques centimètres de haut, à entrenœuds très courts, et dont le diamètre est toujours plus grand que celui du reste du stolon.

En somme, on voit, d'après tout ce qui précède, que la végétation des stolons submergés se rapproche beaucoup de celle des rhizomes ordinaires de la plante. Cependant, dès à présent, on constate nombre de différences entre ces deux sortes d'organes : différences qui résident d'abord dans la longueur des stolons aquatiques, dans leur direction, enfin dans la courbure toujours plus brusque de l'extrémité, qui fait un angle inférieur à 90° avec la direction primitive. Mais par leurs ramifications, les stolons s'éloignent plus encore des rhizomes.

A ce point de vue, on peut distinguer deux catégories de ramifications. Tout d'abord il existe des rameaux, assez peu nombreux, qui s'allongent beaucoup, se comportent comme le stolon, sur lequel ils se sont développés et donnent lieu aux mêmes remarques quant à leur morphologie externe.

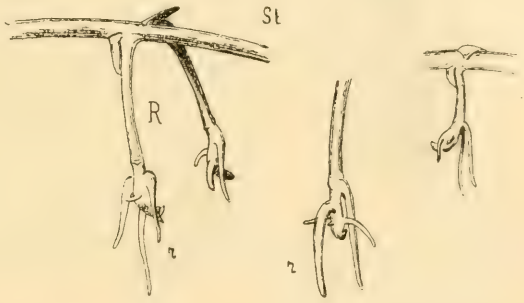


Fig. 10. — *Lysimachia vulgaris*. — Jeunes rameaux R à géotropisme positif, dont l'extrémité libre commence à se redresser; *St*, stolon aquatique ordinaire ; *r*, racines adventives.

D'autre part, le stolon principal ou ses ramifications allongées produisent à l'aisselle d'un grand nombre d'écailles, des rameaux courts, assez minces, se dirigeant nettement vers le fond, dès leur apparition, en faisant un angle voisin de 90° avec l'axe sur lequel ils sont placés (1). Leur géotropisme est donc positif sur toute leur étendue et il reste tel, jusqu'au moment où les racines adventives qui se développent sur ces rameaux aient pris une certaine longueur (fig. 10). Puis l'extrémité du rameau se

(1) Les stolons sur lesquels ces formations ont été étudiées étaient situés dans des eaux peu profondes.

recourbe brusquement, en faisant parfois un angle tellement aigu, que le petit axe redressé est presque appliqué contre les portions précédentes. Il s'ensuit que les racines adventives qui se produisent ici, de la même façon et aux mêmes points que sur le stolon principal, sont, sur une portion de leur étendue, parallèles au rameau qui les porte (fig. 11). On peut remarquer que le géotropisme positif apparaît toujours à un moment donné de l'existence des stolons aquatiques, moment qui peut précéder de plus ou moins longtemps l'apparition des grandes touffes de racines. Mais il y a d'énormes variations dans son intensité, et on peut trouver dans le système entier des stolons aquatiques d'un individu, toutes les transitions entre un géotropisme positif très faible, où l'axe se redresse pour ainsi dire dès le début, et un géotropisme positif très fort analogue à celui des rameaux précédents.

Fig. 11. — *Lysimachia vulgaris*. — Rameau à géotropisme positif, plus âgé, dont l'extrémité est entièrement redressée.

Enfin il semble que ce géotropisme positif est beaucoup plus marqué sur les ramifications que sur l'axe principal.

2. — Morphologie interne.

En ce qui concerne l'anatomie des stolons aquatiques, je signalerai les particularités suivantes.

Stolon principal et ramifications. — a. *Épiderme*. — Les cellules épidermiques, dans les régions jeunes, sont pourvues d'une cuticule nette, et se prolongent de place en place en poils glanduleux. Dans les régions plus âgées, la cuticule est épaisse et plissée et les poils glanduleux font presque entièrement défaut. Çà et là, mais assez rarement, l'épiderme peut présenter des stomates.

b. *Ecorce*. — D'une façon générale, l'écorce est formée de cellules arrondies, qui, au voisinage de l'épiderme, ont leur

membrane assez épaissie. Peu à peu elles laissent entre elles de grands méats, puis des lacunes, lesquelles d'ailleurs sont beaucoup plus étendues dans le stolon principal et ses grandes ramifications que dans les petits rameaux (fig. 12 et 13).

Les cellules corticales se serrent dans la région profonde de l'écorce, qui se termine par un endoderme dont les cellules sont munies d'épaississements latéraux cutinisés.

c. *Cylindre central.* — Tout à fait à l'extrémité des jeunes

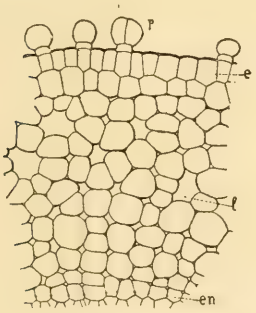


Fig. 12. — *Lysimachia vulgaris.* — Épiderme et écorce d'un jeune entre-nœud d'un stolon aquatique ; *e*, épiderme ; *p*, poils : *l*, lacunes ; *en*, endoderme.

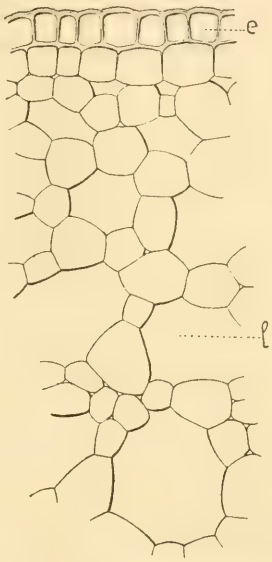


Fig. 13. — *Lysimachia vulgaris.* — Epiderme et écorce d'un entre-nœud plus âgé d'un stolon aquatique. Mêmes lettres que dans la figure 12.

rameaux il existe quatre faisceaux libéroligneux ; mais de très bonne heure, l'assise génératrice est continue, de sorte qu'à distance très courte de l'extrémité des rameaux ou du stolon principal, il existe un cercle de bois, en face duquel se différencient des faisceaux libériens. De plus, il apparaît des fibres péricycliques qui peuvent arriver à former un anneau presque complet. La moelle, dont le rayon est à peu près égal à l'épaisseur de l'écorce, est formée de cellules arrondies, entre lesquelles existent des lacunes, d'ailleurs moins développées que celles de l'écorce.

Feuilles. — Les feuilles écailleuses, dépourvues de parenchyme palissadique, ont des stomates très saillants sur les deux faces.

Racines. — Les cellules de l'assise pilifère se prolongent en poils absorbants assez nombreux.

L'assise subéreuse est formée de cellules allongées dans le sens radial et épaissies sur les côtés.

Les cellules de la zone corticale externe laissent entre elles de petits méats ; celles de la zone corticale interne sont disposées en séries radiales. D'une façon générale, dans les parties jeunes des racines, les espaces intercellulaires ne sont que des méats, rarement des lacunes, tandis que dans les parties plus âgées, le parenchyme cortical externe devient très lacuneux.

Les cellules endodermiques possèdent des épaississements latéraux. Enfin on peut trouver de la chlorophylle dans l'écorce.

Le cylindre central présente un nombre variable de faisceaux ligneux suivant les racines ou leurs différentes régions. Il en existe souvent 4; dans les jeunes racines, parfois 3 ; un peu plus haut près de la base on peut en trouver 6.

3. — Rôle des stolons.

En général, les stolons et leurs ramifications se conduisent au point de vue de la multiplication de la plante, de la même façon que ceux du *Mentha aquatica*. L'enracinement peut avoir lieu dès l'automne, et je vais décrire ici quelques expériences qui permettent de se rendre compte de la marche de la fixation.

Au début de l'été, je recueillis sur la berge d'un cours d'eau, un plant entier de Lysimaque vulgaire, portant à la base deux stolons, aquatiques dans la plus grande partie de leur longueur. Ce pied fut transplanté de telle façon que les stolons puissent continuer leur évolution dans des conditions se rapprochant autant que possible des circonstances habituelles (ils pouvaient s'allonger dans l'eau, au-dessus d'une certaine épaisseur de terre).

L'un des stolons, brisé près de son point de départ, fut rejeté ; l'autre continua à s'allonger, puis ayant été brisé à quelque distance de son extrémité végétative, il donna deux rameaux, dont un seul fut conservé. Ce dernier, vers la fin d'août, devint géotropiquement positif. C'est alors qu'apparurent les premières

racines adventives, et, environ dix jours après, l'extrémité végétative se redressa en un petit axe gros et court, pourvu d'écailles serrées (R, fig. 14). Pendant ce temps, les racines adventives assez nombreuses s'enfoncèrent dans le sol, les deux premières directement, ainsi que toutes celles situées entre la région plongeante du stolon et la partie redressée ; tandis que la troisième, très oblique, se fixa bien en avant, le tout maintenant ainsi solidement l'extrémité du stolon (fig. 14).

Dans le courant d'octobre, les portions antérieures de celui-ci se desséchant, je le coupai à quelques centimètres avant les premières racines, et pendant tout l'hiver, la portion fixée ne subit aucune modification. Enfin dans les derniers jours de mars,

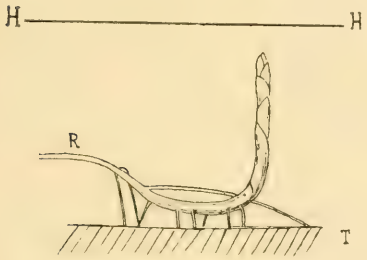


Fig. 14. — *Lysimachia vulgaris.* — Aspect, durant l'hiver, d'un jeune rameau aquatique enraciné : R, rameau ; *r*, racines adventives ; HH, niveau de l'eau ; T, sol.

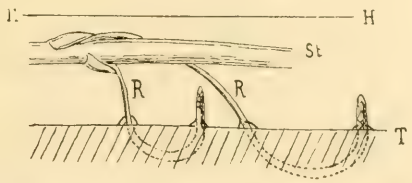


Fig. 15. — *Lysimachia vulgaris.* — Jeunes rameaux submergés, dont une portion passe à l'état de rhizome ; *St*, stolon aquatique ordinaire ; R, rameaux ; HH, niveau de l'eau ; T, sol.

la végétation reprit et l'axe redressé fournit une tige un peu grêle, ramifiée, avec feuilles aériennes normales.

D'autres expériences effectuées soit dans des conditions semblables, soit en prenant comme sujets d'expérience des rameaux détachés, me donnèrent les mêmes résultats, mais souvent avec une modification intéressante. C'est ainsi qu'il peut arriver que le rameau en se courbant s'enfonce dans la terre, passant ainsi, pendant un temps assez court, à l'état de rhizome, car il se redresse et sort du sol en faisant toujours un coude assez brusque (fig. 15, R).

Dans les conditions naturelles, il est certain que les stolons aquatiques servent à la propagation de la plante à distance, car j'ai trouvé, au milieu d'un ruisseau de 15 à 20 centimètres de profondeur, à courant assez fort, des pieds de Lysimaque fortement enracinés. La base de chacun d'eux était constituée par

une portion courbe, volumineuse, et continuée, d'un côté par un gros axe dressé avec rameaux et feuilles, de l'autre par une partie étroite, horizontale, reste évident de l'extrémité du stolon aquatique de l'année précédente.

A leur tour ces plants donnaient naissance à de grands stolons, se conduisant comme je l'ai indiqué plus haut (fig. 8). Ainsi, dans les cours d'eau peu profonds, la propagation de la plante s'effectue facilement à de grandes distances puisque certains stolons peuvent dépasser 6 à 7 mètres de long.

La multiplication, par cette sorte de marcottage, ne peut guère se produire que dans des cours d'eau de faible profondeur. Dans les autres, à moins que, comme j'ai pu le remarquer quelquefois, les stolons ne soient rejetés contre les berges par les mouvements de l'eau, c'est surtout par portions détachées que la propagation s'effectue. En tout cas, quelle que soit sa station, la plante, comme le *Mentha aquatica*, peut toujours utiliser ses stolons aquatiques.

Remarquons pour terminer, que cependant, entre les stolons de ces deux végétaux, existent des différences assez grandes. Les stolons du *Lysimachia vulgaris*, par l'ensemble de leurs caractères, se rapprochent beaucoup des rhizomes de cette plante et ont une tendance très marquée à repasser à cet état, chaque fois que les circonstances le permettent.

Chez le *Mentha aquatica*, on ne remarque pas cette particularité; tout au plus peut-il arriver parfois qu'un stolon, rampant sur un fond à pente très douce ou nulle, soit recouvert de limon. C'est peut-être à cette tendance qu'il faut attribuer le géotropisme positif si net dans les rameaux des stolons aquatiques du *Lysimachia vulgaris*.

CHAPITRE III. — *LYCOPUS EUROPÆUS*

I. — Morphologie externe du stolon submergé (1).

Les stolons du *Lycopus europæus* prennent naissance à la

(1) Irmisch, *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen*, 2. Abteilung. (Halle, 1856), signale l'existence de stolons aquatiques. L'auteur dit qu'ils peuvent s'étendre horizontalement sur « 2 aunes » de long et possèdent des feuilles minces et profondément dentées; il indique également la façon dont peuvent se répartir les racines latérales sur ces stolons.

base de la tige, soit un peu au-dessus de la surface du sol, soit un peu au-dessous et se disposent par paires sur un certain nombre de nœuds, à l'aisselle de feuilles écailleuses finement

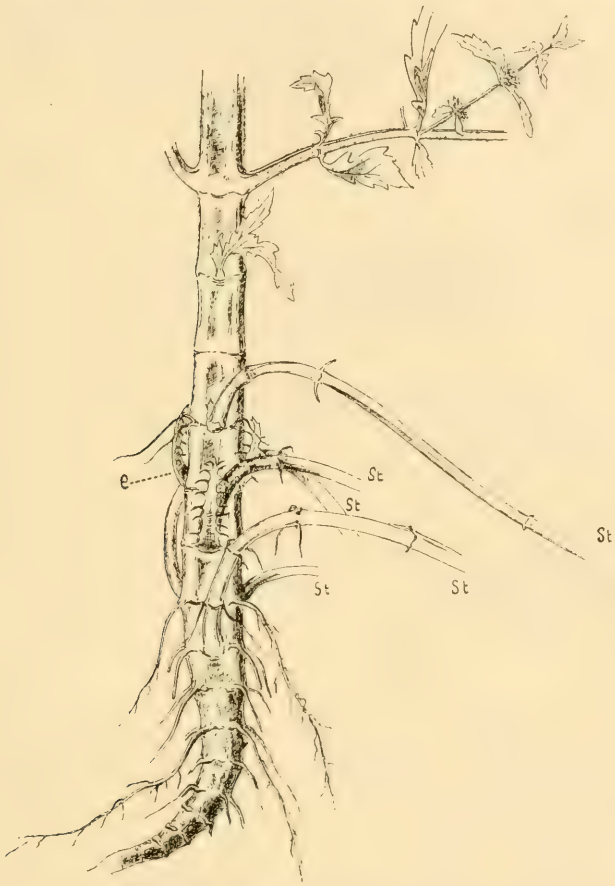


Fig. 16. — *Lycopus europæus.* — Aspect général de la base d'un plant terrestre; *St*, portions basilaires de stolons destinés à devenir aquatiques; *e*, écailles.

pectinées. Près de leur point de départ, ces stolons sont d'abord ascendants sur 1 à 2 centimètres de long, puis se recourbent pour ramper sur le sol (fig. 16, st). Suivant la position de la tige aérienne sur les berges, ils sont plus ou moins longuement rampants avant de devenir aquatiques. Lorsque la berge est abrupte ou surplombante, ils peuvent même, à partir du bord, pendre dans l'air avant d'atteindre la surface de l'eau.

Dès leur origine, ou à quelque distance de ce point, et tant

qu'ils sont terrestres ces stolons ont une section carrée très nette, et une épaisseur comprise en général entre 1 millimètre et 1 millimètre et demi. Les entre-nœuds, très courts au début, s'allongent peu à peu sans dépasser 4 centimètres en moyenne ; de plus, ils subissent une torsion qui, dans les parties rampantes, à chaque nœud, ramène sur les côtés les faces correspondant aux points d'attache des écailles (fig. 16) ; disposition qui n'existe pas dans leurs parties aquatiques.

D'ailleurs, ces écailles, sur la plus grande longueur de la partie terrestre, tombent et ne sont plus représentées que par de légères saillies, à l'aisselle desquelles des rameaux dressés ou rampants peuvent se développer. Il en est de même des racines adventives, qui, à chaque nœud, sont généralement détruites (fig. 16).

Au contraire, dans toute la partie aquatique du stolon, on trouve à chacun des nœuds une paire d'écailles et en moyenne deux paires de racines latérales d'environ 5 à 7 centimètres.

Comme dans les plantes précédentes, les entre-nœuds sont, d'une façon générale, plus longs et plus épais que dans les portions terrestres. Quant à la longueur totale du stolon submergé, elle est souvent un peu moins grande que chez le *Mentha aquatica*.

Ces stolons sont surtout remarquables par l'épaisseur relativement considérable, comparée à celle des 15 ou 20 derniers centimètres, que prend la plus grande partie de leur région moyenne.

Cette augmentation de volume, qui se rencontre également d'ailleurs, à la partie inférieure des tiges dressées lorsque cette région est submergée, a été signalée par quelques auteurs et étudiée au moins dans la tige dressée (1) (fig. 17).

La teinte des stolons donne lieu aux mêmes remarques que chez les plantes précédemment étudiées.

Les feuilles écailleuses, plus ou moins pourprées, ont l'aspect de petites lames, généralement convexes sur la face ventrale,

(1) Royer, *Flore de la Côte-d'Or*. — Lewakoffski, *De l'influence de l'eau sur la croissance de la tige et de la racine de quelques plantes* (Mém. de l'Acad. impér. de Kazan, 1873).

munies, sur la plupart des nœuds, de quelques pointes à l'extrémité (fig. 17, A-e).

Sur les derniers entre-nœuds et quelque temps avant que

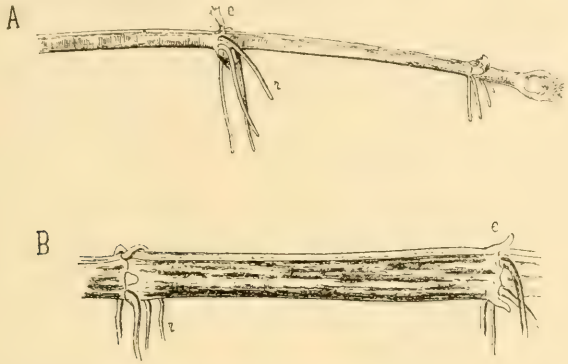


Fig. 17. — *Lycopus europæus.* — A, extrémité d'un stolon aquatique : B, entre-nœud de la partie moyenne et spongieuse du même ; *e*, écailles ; *r*, racines adventives.

l'extrémité du stolon se redresse, les racines se multiplient, formant alors des touffes nombreuses ; elles apparaissent non seulement en alternance avec les écailles, mais même en face de ces dernières, surtout quand celles-ci sont disposées sur les côtés.

2. — Morphologie interne.

Stolon. — 1° *Région jeune : deuxième entre-nœud à partir de l'extrémité libre.*

a. *Épiderme.* — Les cellules sont serrées et un peu allongées dans le sens radial. Beaucoup se prolongent en poils sécréteurs pluricellulaires ; d'autres, plus rares, forment des poils différents, composés d'une cellule basilaire surmontée d'une cellule conique.

b. *Écorce.* — L'écorce qui possède de la chlorophylle surtout dans ses parties externes, commence par une assise sous-épidermique de cellules serrées, un peu plus larges que celles de l'épiderme, et, comme elles, un peu allongées radialement. Puis viennent des cellules arrondies, laissant entre elles de grandes lacunes, assez régulières, surtout dans la région moyenne. L'endoderme ne présente pas d'épaississements

et aux angles du stolon le collenchyme n'existe pas (fig. 18).

c. *Cylindre central.* — En dehors des faisceaux libéroligneux angulaires, le cylindre central possède déjà à ce niveau un certain nombre de faisceaux latéraux ; d'ailleurs dans les plus petits le liber seul est différencié.

La moelle est dépourvue de lacune centrale ; cette région,

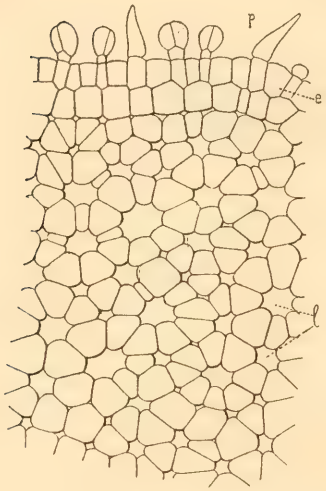


Fig. 18. — *Lycopus europæus.* — Épiderme et partie de l'écorce d'un jeune entre-nœud d'un stolon aquatique ; *e*, épiderme ; *p*, poils ; *l*, lacunes.

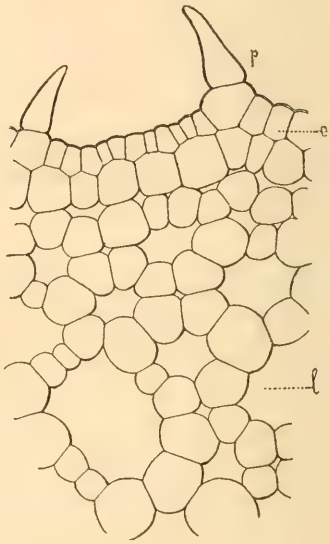


Fig. 19. — *Lycopus europæus.* — Épiderme et partie de l'écorce d'un entre-nœud un peu plus âgé. Mêmes lettres que dans la figure 18.

comme chez les plantes précédentes, est très étendue et occupe environ les deux tiers de la largeur de la coupe.

2° *Troisième entre-nœud à partir de l'extrémité libre.*

L'épiderme ne présente que de très rares poils sécréteurs ; il n'y a pour ainsi dire que les poils de la deuxième catégorie et encore sont-ils assez peu nombreux.

Les lacunes de l'écorce sont plus grandes (fig. 19) ; aux angles du stolon les parois cellulaires sont parfois très légèrement épaissies ; à ce niveau l'assise génératrice interne est à peu près continue.

3° *Entre-nœud de la région spongieuse.*

Dans l'écorce se trouvent de grandes cellules irrégulières, laissant entre elles de très larges lacunes.

Ce tissu spongieux, qui d'ailleurs est largement développé, est tellement mou qu'il est à peu près impossible de faire une coupe dans cette région sans déchirer l'épiderme et une partie de l'écorce. Il est vrai que presque toujours ces tissus sont crevassés naturellement. Les cellules endodermiques ne semblent pas être intéressées par cette modification, elles ont leurs faces latérales entièrement épaissies (1) (fig. 20).

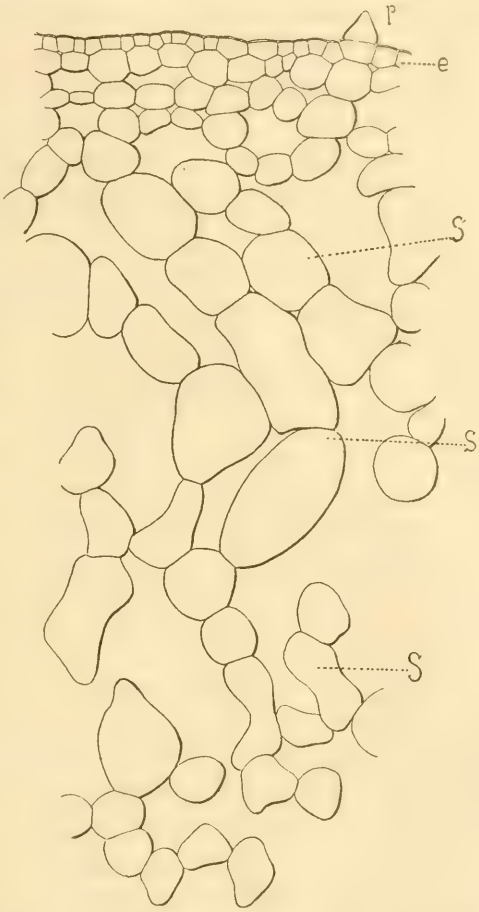


Fig. 20. — *Lycopus europæus.* — Coupe dans un entre-nœud de la région spongieuse ; *e*, épiderme ; *p*, poil ; S, tissu spongieux. Échelle : deux tiers de celle des figures 18 et 19.

Dans le cylindre central il s'est différencié des fibres péricycliques, principalement en face des faisceaux libéroligneux où elles forment des plages en demi-cercle touchant l'endoderme par leur partie externe.

Quant à la moelle, elle présente de très grandes lacunes et occupe environ la moitié de la section.

(1) Dans le compte rendu (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1885) du travail de M. Lewakoffski signalé plus haut, il est dit que « si on fait des coupes à la même hauteur dans des tiges de plantes ayant poussé dans l'eau et sur terre, on voit dans la tige des premières, entre le cambium et le parenchyme cortical, deux séries de cellules translucides dépourvues de chlorophylle, trois à quatre fois plus longues que larges. Dans les portions de la tige situées au-dessous du niveau de l'eau ces deux séries de cellules se sont transformées en tissu épais, lacuneux. L'épiderme et l'écorce se détruisent de bonne heure à ce niveau ». Les cellules qui constituent ce tissu tireraient leur origine du cambium.

Royer, dans sa *Flore de la Côte-d'Or*, dit d'autre part : « Dans les stations

Feuilles. — Les écailles possèdent des stomates, d'ailleurs peu nombreux, sur leurs deux faces, mais principalement sur la face dorsale. L'épiderme est dépourvu de chlorophylle, et entoure un parenchyme lacuneux.

Racines. — Au-dessous de l'assise pilifère dont les cellules se prolongent çà et là en poils absorbants, l'assise subéreuse est formée de cellules allongées dans le sens du rayon et épaissies surtout sur les côtés.

Dans les jeunes racines l'écorce presque tout entière est formée de files radiales de cellules qui laissent entre elles de larges méats.

Le parenchyme cortical, sauf l'assise subéreuse, est souvent fortement chargé de chlorophylle; on peut en trouver jusqu'au voisinage de l'endoderme; ce dernier possède comme d'habitude des épaississements latéraux.

Le cylindre central ne présente rien de très particulier. La moelle, sans lacune, possède au centre une ou deux cellules plus grandes et ne tarde d'ailleurs pas à se lignifier.

3. — Rôle des stolons aquatiques.

Le développement ultérieur des stolons aquatiques rappelle ce qui se passe chez le *Mentha aquatica*. Dès l'automne l'extrémité se redresse, devient plus épaisse que les portions fortement radicantes, précédant immédiatement la région courbée, et porte sur ses nœuds très serrés, des paires de feuilles écailleuses, plus longues que les premières et très pectinées. Elles ressemblent à celles de la figure 16 (e), ce qui se comprend puisque cette région est destinée à former la base d'une tige dressée.

Lorsque l'eau est peu profonde, l'enracinement peut avoir lieu sur le fond même, mais généralement il s'effectue sur les bords contre lesquels les mouvements de l'eau appliquent le stolon. Il peut même arriver que des stolons rejetés au-dessous d'une berge surplombante et déjà redressés, s'accroissent verticale-

submergées, la base des tiges est atteinte d'une hypertrophie corticale qui peut en quintupler le volume, mais qui est beaucoup moins prononcée chez les rejets et les pseudorrhizes. Cette hypertrophie est formée d'un tissu blanc, lacuneux, situé à l'extérieur du liber. »

ment en pénétrant dans la terre qui les surmonte, se conduisant ainsi comme s'ils provenaient du bourgeon terminal d'un rhizome.

D'autre part, on constate, dès le milieu de l'automne, que le stolon devient de plus en plus fragile dans ses entre-nœuds spongieux; il s'y forme de nombreuses lésions, de sorte que la moindre traction peut les briser. La multiplication de la plante peut donc se faire ici encore par rameaux détachés. Il suffit d'ailleurs, comme pour le *Mentha aquatica*, de placer des parties terminales de stolon, dans de l'eau surmontant une petite couche de terre, pour les voir s'enraciner et se développer au printemps suivant en une jeune tige dressée.

CHAPITRE IV. — *STACHYS PALUSTRIS.*

I. — Morphologie externe des stolons submergés.

Les stolons aquatiques de cette plante peuvent dépasser deux mètres de long (1). Leurs entre-nœuds, qui atteignent en moyenne 10-11 centimètres avec une largeur de 5-7 millimètres, sont creux et cassants, sauf ceux de l'extrémité qui, sur une quinzaine de centimètres de long sont plus courts, plus renflés que ceux qui les précèdent immédiatement et présentent une lacune centrale beaucoup moins développée (fig. 21, A).

A chaque nœud, se trouve une paire d'écailles assez simples, de contour général triangulaire, avec, parfois, de très légères ébauches de dents sur les côtés. Ces écailles sont appliquées sur la tige, à moins que le bourgeon axillaire qui se trouve à leur aisselle se développe en rameau (fig. 21, B).

Les racines peuvent atteindre 10 centimètres de long; mais sont souvent plus courtes. Elles se développent, comme d'habitude aux nœuds, en alternance avec les écailles. Sur les nœuds de la région moyenne on en trouve généralement deux paires et, dans chaque paire, les racines se placent aux angles

(1) Irmisch, *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen* (Halle, 1856), dit que lorsque la plante se trouve sur les bords d'un étang les stolons peuvent atteindre une longueur de « 2 aunes ».

mêmes du stolon ; parfois elles se bifurquent dès leur base (fig. 21, B). D'autre part, lorsque le stolon a été cassé ou blessé, il peut se former un bourrelet cicatriciel sur lequel

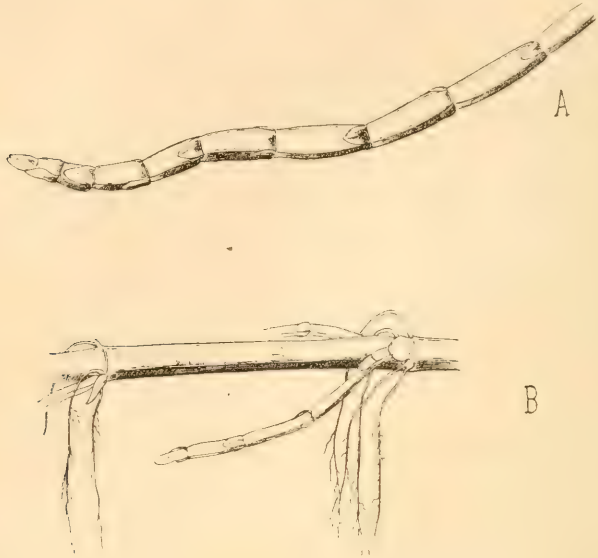


Fig. 21. — *Stachys palustris*. — A, extrémité d'un stolon aquatique ; B, portion de la région moyenne du même.

naissent quelques racines adventives. Tout ce système radiculaire est d'ailleurs assez peu important et, contrairement à ce qui a lieu d'habitude, les nœuds de l'extrémité sont dépourvus de racines. Même, à la base de la partie ascendante de certains stolons redressés dès l'automne et encore flottants, on ne voit que de rares racines, au lieu de ces touffes volumineuses trouvées chez les plantes précédentes.

2. — Morphologie interne.

Stolon. — 1° *Coupe au-dessous du bourgeon terminal* (fig. 22).

L'épiderme est formé de cellules serrées, avec çà et là des poils glanduleux tricellulaires.

L'écorce présente d'abord deux rangées de cellules également assez serrées, et un peu allongées dans le sens radial, comme celles de l'épiderme. Puis viennent des cellules arrondies qui laissent entre elles de petites lacunes. Aux angles le

collenchyme est à peine indiqué. Il n'y a pas d'épaississements endodermiques.

Le cylindre central est très large relativement à l'écorce. Les faisceaux angulaires mis à part, on distingue de plus sur chaque face du cylindre central, un certain nombre de petits faisceaux dans la plupart desquels le liber seul est différencié.

La moelle est dépour-

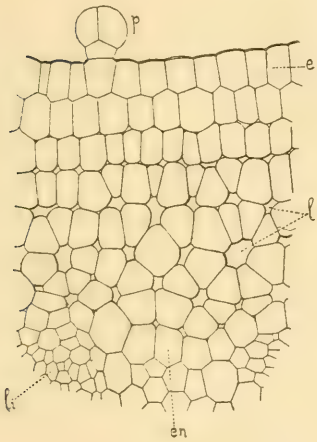


Fig. 22. — *Stachys palustris.* — Coupe dans un très jeune entre-nœud d'un stolon aquatique ; *e*, épiderme ; *p*, poil ; *l*, lacunes ; *en*, endoderme ; *li*, liber.

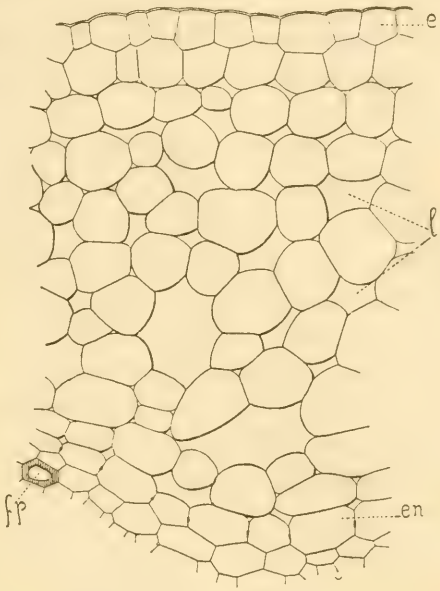


Fig. 23. — *Stachys palustris.* — Coupe dans un entre-nœud de la région moyenne d'un stolon aquatique ; *e*, épiderme ; *l*, lacunes ; *en*, endoderme ; *fp*, fibre péricyclique. Échelle de cette figure : huit neuvièmes de celle de la figure 22.

vue de lacune axiale et occupe les trois quarts environ de la section transversale.

2° *Coupe dans le troisième entre-nœud avant le bourgeon terminal.*

Les cellules épidermiques sont moins serrées et les poils font défaut ou tout au moins sont très rares.

Dans l'écorce, les cellules sont plus grandes et laissent entre elles de plus larges lacunes. L'endoderme présente de petits épaississements.

La moelle possède une assez grande lacune centrale.

3° *Coupe dans un entre-nœud de la région moyenne* (fig. 23).

L'écorce se creuse de lacunes plus importantes et présente souvent de larges déchirures autour desquelles se forme une sorte de tissu cicatriciel. Aux angles, le collenchyme est plus net. L'endoderme possède des épaississements plus forts.

Dans le cylindre central, l'assise génératrice continue a développé un anneau complètement lignifié ; les faisceaux libéroligneux sont nombreux, séparés par d'assez larges rayons médullaires et on remarque quelques fibres péricycliques sur leur face externe.

La lacune médullaire est très grande.

Feuilles. — L'épiderme cutinisé des écailles possède des stomates sur les deux faces, mais ils paraissent plus nombreux sur la face ventrale. Dans les écailles jeunes on voit çà et là quelques poils.

Le parenchyme homogène est formé de cellules arrondies. Dans les écailles un peu âgées, en face de la nervure principale, les cellules placées sous l'épiderme sont épaissies ; le liber de la nervure est protégé extérieurement par un arc de fibres.

Racines. — Dans les jeunes racines et dans les radicelles

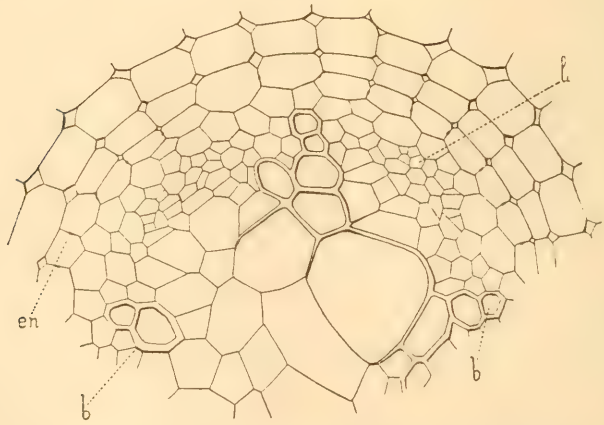


Fig. 24. — *Stachys palustris*. — Coupe dans une racine adventive et submergée ; *en*, endoderme ; *li*, liber ; *b*, bois.

le parenchyme cortical presque tout entier a ses cellules disposées en séries radiales. Généralement les épaississements endodermiques sont très petits.

Le nombre des faisceaux du bois varie suivant l'âge et la

région de la racine. Dans les jeunes radicelles on en trouve trois ; dans les racines plus âgées il peut y en avoir cinq et généralement la moelle est entièrement lignifiée. Dans certains cas, la moelle est occupée par trois ou quatre très larges cellules, incomplètement lignifiées, qui en réalité ont l'apparence de vaisseaux déformés et mal différenciés (fig. 24).

Les racines possèdent de la chlorophylle dans le tissu cortical.

3. — Rôle des stolons aquatiques.

Ici, dans beaucoup de cas la multiplication s'opère parallèlement aux rives par retour du stolon à l'état de rhizome. Il arrive en effet que de très longs stolons aquatiques atteignent par leur extrémité les parties des berges voisines du niveau de l'eau et s'y enfoncent peu à peu ; les nouveaux pieds, auxquels ils donneront naissance, ne seront donc pas fixés dans l'eau, mais situés dans le sol même des rives ; et c'est d'ailleurs dans cette position que se présentent à peu près tous les pieds de *Stachys palustris* qui fournissent des stolons aquatiques. En tous cas la propagation de la plante s'est effectuée à une distance beaucoup plus grande, que celle qui aurait pu être atteinte par le moyen des rhizomes ou des stolons habituels.

D'ailleurs le stolon aquatique étant assez cassant, il peut s'en détacher des fragments qui, s'ils possèdent des nœuds pourvus de faisceaux de racines, pourront se fixer sur les bords des cours d'eau.

Je terminerai en signalant les particularités que peuvent présenter au point de vue de la multiplication quelques végétaux ne vivant généralement pas en milieu aquatique, mais qui, cependant, peuvent y persister pendant un temps plus ou moins long.

C'est ainsi que très fréquemment, on remarque, sur des rives en pente rapide, de nombreux stolons de *Potentilla reptans*, pénétrant dans l'eau et s'y développant. Les entre-nœuds de ces parties aquatiques sont allongés souvent plus longuement

que ceux de la partie terrestre. Les feuilles, entièrement submergées, ont un pétiole qui peut atteindre 7-10 centimètres alors que la largeur entière de l'ensemble des folioles ne dépasse pas 2 centimètres (fig. 25). D'ailleurs à part ces différences de taille, ces folioles ressemblent à celles des feuilles terrestres.

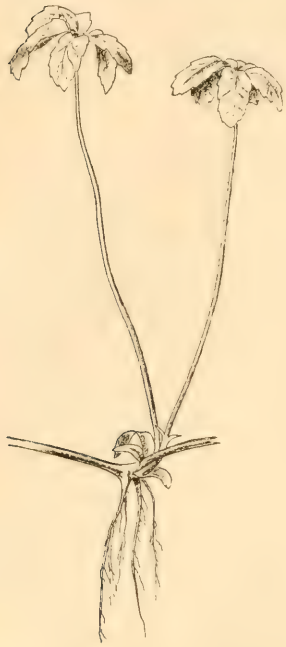


Fig. 25. — *Potentilla reptans.* — Feuilles submergées.

Les racines, disposées aux nœuds, sont fortement chevelues, sauf celles des nœuds terminaux, qui sont longues et peu ramifiées.

On trouve ainsi pendant une grande partie de l'année de nombreux stolons submergés, qui d'ailleurs paraissent incapables de persister dans l'eau d'une année à l'autre. Mais, si on en brise une portion, et qu'on la place sur de la terre humide ou surmontée d'une légère couche d'eau, ils s'enracinent très facilement et continuent à se développer. Il est donc possible que des fragments de stolons cassés accidentellement, entraînés au loin et abandonnés sur les berges, puissent propager la plante. Il est vrai qu'ici le stolon rampe sur le fond, mais comme il n'y est pas fixé, un déplacement des couches d'eau, un peu fort, comme celui provoqué par le passage d'un bateau peut les soulever. La rupture est alors facilitée, d'autant mieux que le cours d'eau est plus étroit (canaux).

Le *Ranunculus repens* présente de pareils stolons, modifiés de la même façon que ceux du *Potentilla reptans* et donnant lieu aux mêmes remarques ; enfin le *Cynodon Dactylon* produit de longs rameaux flottants qui peuvent probablement multiplier la plante par rupture et transport des parties brisées le long des rives

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En résumé, on voit que les organes que je viens de décrire ne sont pas autre chose que des stolons ou des rhizomes ordinaires, développés en milieu aquatique et ayant subi l'influence de ce milieu. Leur plasticité, tout au moins chez quelques espèces, le *Mentha aquatica* en particulier, est d'ailleurs très grande. C'est ainsi que si on place dans l'eau des individus pourvus de rameaux rampants, colorés en pourpre très foncé, avec feuilles pétiolées velues (en somme présentant les caractères d'une plante de terrains secs), ces stolons continuent à se développer et, dans ces nouvelles conditions de milieu, perdent peu à peu leur aspect aérien et donnent au bout d'un temps plus ou moins long, des rameaux dressés, par développement de leurs bourgeons terminaux ou axillaires. Inversement, des rameaux développés dans l'eau, peuvent, lorsque celle-ci vient à leur manquer, persister, à condition d'être çà et là enracinés.

Leurs particularités de structure et d'adaptation mises à part, on voit combien est remarquable le rôle de ces organes joint à celui de l'eau dans la multiplication de la plante. L'eau, en les soutenant, leur permet de s'allonger beaucoup plus que sur terre où leur développement peut être gêné par la végétation touffue qui couvre si souvent les berges des cours d'eau. Au contraire, dans l'eau, la plante se propage d'un seul coup à une distance relativement grande et non seulement par un seul plant terminal, mais aussi par tous ceux qui peuvent se produire le long du stolon, quand il rampe sur le fond, ou lorsqu'il est rejeté sur le bord par les courants.

Mais, c'est surtout par le transport de rameaux détachés, soit naturellement, soit accidentellement, que l'eau joue le plus grand rôle dans la dissémination de ces plantes; et il n'y a probablement que très peu de rameaux perdus, car pour peu que l'eau soit tranquille et peu profonde, beaucoup s'enracinent avec une extrême facilité.

Enfin, ajoutons que l'homme lui-même intervient dans ce mode de propagation. Souvent, en effet, il suffit de briser un

stolon en plusieurs fragments et d'en placer les tronçons dans l'eau au-dessus d'un peu de terre, pour les voir s'enraciner et produire par leurs différents bourgeons des rameaux dressés, qui pourront s'isoler complètement les uns des autres. Or, dans les cours d'eau navigables, en particulier dans les canaux relativement étroits par rapport aux dimensions des chalands qui les parcourent, on voit fréquemment, soit à l'avant, soit accrochés au gouvernail de ces embarcations, de nombreux fragments de plantes, pour la plupart arrachés à la végétation aquatique riveraine, par les différentes manœuvres que nécessite la navigation. Des portions de stolons peuvent ainsi par ce moyen être entraînées fort loin de leur lieu d'origine et propager l'espèce en tous sens, d'une façon absolument indépendante de la direction des courants.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES SUR LA GERMINATION D'UN CERTAIN NOMBRE DE MONOCOTYLÉDONES AQUATIQUES

Les travaux relatifs aux Butomées, Alismacées, Naïadacées, familles de l'ancien groupe des Fluviales, sont sinon très nombreux, du moins très précis en ce qui concerne la morphologie et l'anatomie de la plupart de ces végétaux. Il ne semble pas en être de même au point de vue de leur germination et des premières phases de leur développement. Les différents auteurs qui ont fait, des débuts de l'évolution de ces plantes, l'objet de leurs recherches, se sont occupés principalement de la morphologie externe, alors que l'étude anatomique correspondante, lorsqu'elle existe, est généralement un peu superficielle.

D'ailleurs, dans la plupart des cas, les jeunes plantules en voie de développement sont très ténues dans toutes leurs parties, et j'ai éprouvé souvent, pour cette raison, de grandes difficultés au cours de ce travail.

La méthode employée pour étudier la structure interne des germinations, a été celle des coupes en séries, de fragments ou de jeunes individus tout entiers, inclus dans la paraffine. D'autre part, toutes ces germinations ont été obtenues dans une pièce chauffée durant l'hiver, où la température moyenne était environ de 12 à 15°.

CHAPITRE PREMIER. — *BUTOMÉES.*

Le *Butomus umbellatus*, seule espèce indigène, fait l'objet de ce chapitre.

Les travaux sont ici peu nombreux et la plupart ne se rapportent qu'à l'étude du fruit et de la graine. La structure de ces organes n'intéressant pas très directement le but de ce

travail, on retiendra seulement que, dans la graine, la couche externe du tégument (testa) est assez dure et couverte de petits tubercules régulièrement disposés en lignes longitudinales. Comme on le sait, dans le Butome, l'embryon est droit, dans les autres genres il est courbé ; l'albumen fait défaut (1).

La radicule a donné lieu à un certain nombre de recherches de la part de M. Treub (2) et de M. Flahault (3).

1. — Récolte des graines et époques de germination.

Les graines, très fines, de cette plante, ont été récoltées à la fin du mois de septembre et mises en expérience quelques jours après : les unes dans l'eau surmontant un peu de terre, les autres sur terre humide.

Les premières surnagent pendant quelque temps, mais dès le lendemain, un léger choc ou un simple mouvement de l'eau, suffit pour les faire peu à peu tomber au fond. A partir de ce moment, l'eau du vase qui renferme ces graines est renouvelée régulièrement au moins deux fois par semaine.

Malgré ces précautions, le nombre des germinations a été très faible ; de plus, elles se sont réparties irrégulièrement sur les mois d'octobre, mars et juillet, époque à laquelle elles ont été le plus nombreuses.

Sur terre humide, où les graines furent conservées jusqu'au mois d'août, je n'ai constaté aucune germination.

En somme, sur environ une centaine de graines, mises en expériences au mois de septembre 1906, je n'ai obtenu que 10 germinations se répartissant de la façon suivante :

Dans l'eau :		Sur terre humide :
5 octobre 1906...	1 germinat.	Aucune germination.
21 mars 1907.....	1 —	
20 juillet 1907.....	8 —	

(1) Citons parmi les auteurs ayant parlé du fruit et de la graine du *Butomus umbellatus* :

Le Maout et Decaisne, *Traité général de Botanique* (Édition 1876).

Buchenau dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (A. Engler et K. Prantl, II, 1. Abteilung) et dans *Das Pflanzenreich*, 1903 (Engler).

(2) Treub, *Le méristème primitif de la racine des Monocotylédones* (Leyde, 1876).

(3) Ch. Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* (1878).

2. — Morphologie externe.

L'embryon étant droit, en se développant il s'allonge à peu près parallèlement au grand axe de la graine, conservant ainsi la direction qu'il possède à l'intérieur de celle-ci. Parfois la petite plante reste quelque temps couchée sur le sol, d'autres fois elle se dresse verticalement dès le début de la germination.

Examinons un de ces jeunes plants, lorsqu'il a acquis une longueur de 1 centimètre environ (fig. 26). Tout d'abord on n'y distingue que trois parties d'inégale longueur :

a. La plus grande, qui correspond par sa partie inférieure à l'axe hypocotylé (*ah*) et par sa partie supérieure, de beaucoup la plus longue, au cotylédon (*co*), atteint environ 7 millimètres avec une épaisseur inférieure à $0^{mm},5$. En examinant cette portion avec attention, on distingue à environ $1^{mm},5$ de son extrémité inférieure, un très léger renflement, indiquant la place du nœud cotylédonaire ; comme on le voit, l'axe hypocotylé est très court. Inférieurement il se termine par une région un peu élargie, sorte de talon, sous lequel se fixent d'assez longs poils absorbants, formant ainsi une couronne d'où surgit la radicule.

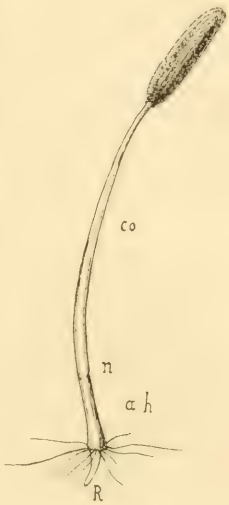


Fig. 26. — *Butomus umbellatus*. — Jeune germination ; R, radicule ; *ah*, axe hypocotylé ; *n*, nœud cotylédonaire ; *co*, cotylédon.

Le cotylédon, dont la longueur est à ce moment d'environ $6^{mm},5$, est blanc, cylindrique, et sa pointe est abritée par les téguments de la graine, qui persistent à son sommet parfois très longtemps.

b. La radicule, très courte, d'environ $0^{mm},5$, légèrement courbée à son extrémité, et encore dépourvue de poils absorbants.

c. La graine, d'environ 2 millimètres de long, réduite à ses téguments, de la partie inférieure desquels s'échappe le cotylédon.

Si, maintenant, nous examinons un plant plus développé,

d'une longueur totale de 17 millimètres, nous constatons les modifications suivantes (fig. 27) :

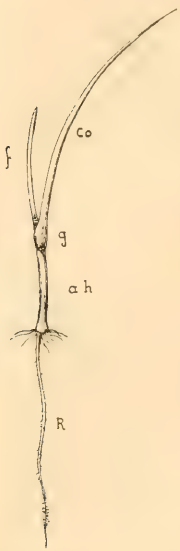


Fig. 27. — *Butomus umbellatus*. — Germination plus âgée ; R, racine principale ; *ah*, axe hypocotylé ; *g*, gaine ; *co*, cotylédon ; *f*, première feuille.

L'axe hypocotylé, légèrement teinté de vert, s'est allongé et atteint 3 millimètres de long, mais son diamètre a peu varié, son extrémité inférieure est seulement un peu plus large.

Le cotylédon, plus vert, un peu courbé de côté, présente à sa base une gaine fendue, d'à peu près 1 millimètre alors que la portion allongée qui la prolonge acquiert environ 7 millimètres. La gaine protège la gemmule, dont la première feuille, très étroite, s'allonge suivant une direction qui prolonge celle de l'axe hypocotylé.

Enfin la radicule, devenue racine principale, atteint ici 6 millimètres et possède des poils absorbants sur toute son étendue, mais serrés surtout au voisinage de son sommet.

Le développement n'a pas été poussé plus loin. Ajoutons pour terminer l'étude de la morphologie externe de ces premières phases de la végétation du *Butomus umbellatus*, qu'il peut se produire quelques variations dans le développement de la jeune plante. C'est ainsi qu'assez souvent, le cotylédon et l'axe hypocotylé peuvent être déjà relativement très grands, alors que la radicule n'a encore qu'une longueur insignifiante.

3. — Morphologie interne.

Pour étudier l'anatomie des germinations du *Butomus umbellatus*, je me suis adressé à de très jeunes plants d'environ 1 centimètre de long, analogues à celui décrit en premier lieu et représenté par la figure 26. Les coupes en série ont été effectuées en partant du sommet de la racine.

Racine. — La racine (fig. 28), très courte, présente en coupe transversale une assise pilifère, dont les cellules légèrement épaissies sur leur face extérieure, ne sont pas encore différenciées en poils absorbants.

L'écorce est nettement divisée en deux zones : la première, ou zone corticale externe, est formée de deux à trois assises de cellules, laissant généralement entre elles de petits méats triangulaires. La première couche de ces cellules, qui par sa position correspond à l'assise subéreuse, n'en montre pas encore les caractères habituels; ce n'est que plus haut, dans la région du collet, que ses cellules s'allongent en partie dans le sens radial.

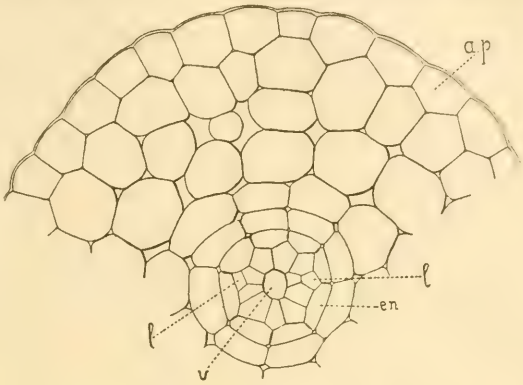


Fig. 28. — *Butomus umbellatus.* — Coupe près du sommet de la racine ; *ap*, assise pilifère ; *en*, endoderme ; *l*, liber ; *v*, vaisseau central.

La zone corticale interne se compose en moyenne de trois assises de cellules très régulièrement disposées en séries radiales ; l'endoderme qui forme la troisième assise a ses cellules cutinisées sur toutes leurs faces, cependant les plissements sont localisés, comme c'est le cas général, sur les faces latérales.

Le cylindre central se compose d'un vaisseau axial dont les parois ne sont pas encore lignifiées. De part et d'autre de ce vaisseau et à peu près aux extrémités d'un même diamètre, se trouve un faisceau libérien très simple. Le reste du cylindre central est occupé par six ou sept grandes cellules, s'étendant chacune sur toute la largeur comprise entre le vaisseau et l'endoderme.

Au-dessus de la radicule s'étend une région qui correspond à toute la partie inférieure du talon situé à la base de l'axe hypocotylé.

Si l'on pratique, à intervalles réguliers, quelques sections transversales de plus en plus élevées, elles ne présentent plus, tout au moins les premières, un contour aussi régulièrement arrondi que les coupes précédentes; mais, elles se composent d'une portion de cercle, portant sur le côté un prolongement

grossièrement en forme d'éventail. Le contour du cylindre central est d'ailleurs nettement circulaire. Cet aspect s'explique, si l'on admet que le talon terminant l'axe hypocotylé n'est pas formé d'un plan perpendiculaire à l'axe, mais d'une surface conique, un peu irrégulière et très surbaissée ; l'ensemble formant un tronc de cône oblique dont la petite base serait la base même de la racine (fig. 29, A).

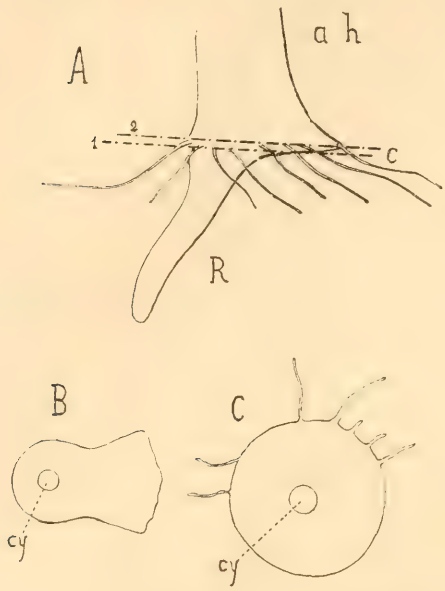


Fig. 29. — *Butomus umbellatus*. — *A*. R. racine principale ; *c*, collet ; *ah*, axe hypocotylé. — *B*. Aspect d'une coupe faite en 1-A. — *C*. Aspect d'une coupe faite en 2-A ; *cy*, cylindre central.

De plus, dans cette phase du développement de la plante, les poils absorbants ne sont fixés que tout près de la grande base du tronc de cône, ou même sur cette base.

Dans ces conditions, on s'explique très bien les deux aspects présentés, l'un par une coupe faite dans la partie moyenne du talon (fig. 29, B) ; l'autre tout à fait à la base, dans la région la plus large et dont le contour correspondant à la grande base du talon est complètement circulaire (fig. 29, C).

Cette hypothèse est vraisemblable, car j'ai retrouvé ces particularités dans la plupart des autres plantes dont j'ai suivi le développement. De plus, chez certaines d'entre elles, les Potamogeton par exemple, la plantule, lorsqu'elle s'est à peu près dégagée des débris du péricarpe, est assez volumineuse, pour qu'on puisse distinguer directement, avec un faible grossissement l'existence d'un talon disposé par rapport à l'axe hypocotylé et à la radicule, comme je viens de l'indiquer.

Au point de vue anatomique, lorsqu'on examine le cylindre central de cette région, on retrouve le vaisseau axial, de part

et d'autre duquel se disposent les deux faisceaux libériens un peu plus différenciés que précédemment. De plus, il apparaît, d'un seul côté du vaisseau central, une petite cellule, début possible d'une nouvelle formation libérienne qui peut s'ajouter aux précédentes, ce que je n'ai pas constaté. En tout cas, tout semble se passer comme si les deux faisceaux libériens tendaient à se concentrer d'un seul côté du vaisseau central (fig. 30 et 31).

Une coupe pratiquée au voisinage de la grande base du talon, présente dans l'écorce, com-

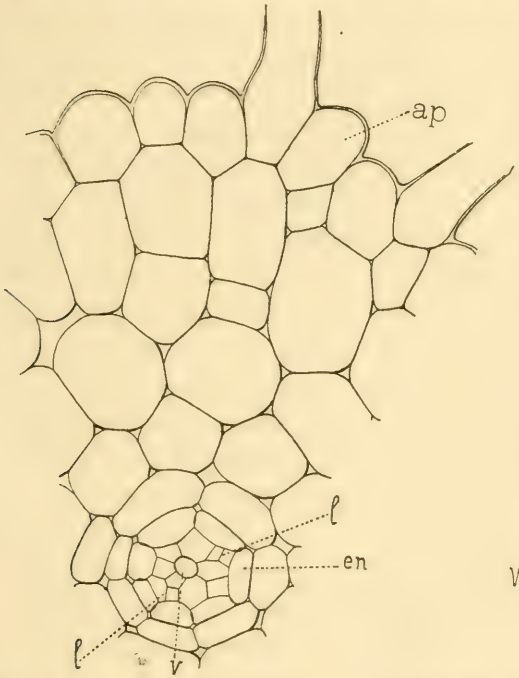


Fig. 30. — *Butomus umbellatus.* — Coupe dans la région du collet ; *ap*, assise pilifère ; *en*, endoderme ; *l*, liber ; *v*, vaisseau central.

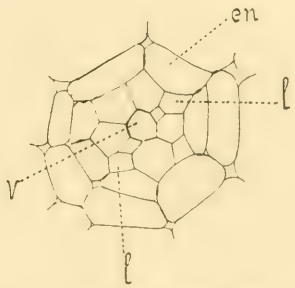


Fig. 31. — *Butomus umbellatus*, — Aspect du cylindre central et de l'endoderme un peu avant la coupe précédente ; mêmes lettres.

parativement à la radicule, les différences suivantes :

L'assise pilifère, dont les parois externes des cellules sont assez fortement épaissies, se prolonge çà et là en poils absorbants. D'autre part, l'assise subéreuse commence à s'indiquer, tout au moins sur une grande partie de la surface de la coupe, par l'apparition de grandes cellules, allongées dans le sens radial, mais cependant à parois encore minces. Enfin, la zone corticale interne qui ne comprend guère que deux assises de cellules, possède un endoderme constitué comme celui de la racine, mais parfois un peu

irrégulier, par suite des dimensions inégales de ses cellules.

Axe hypocotylé. — L'épiderme et l'écorce étant à peu de chose près semblables sur toute la longueur de cette région, je m'occuperai d'abord de la structure du cylindre central en examinant une suite de coupes faites à distances égales.

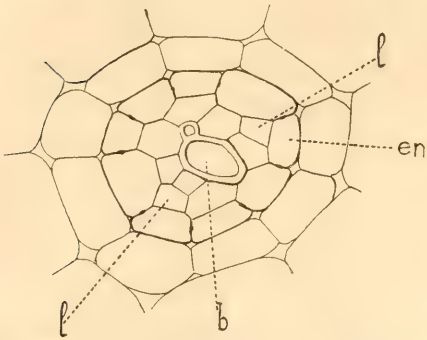


Fig. 32. — *Butomus umbellatus*. — Axe hypocotylé; coupe immédiatement au-dessus du collet; *en*, endoderme; *l*, liber; *b*, bois.

Ce qui frappe au premier coup d'œil, quel que soit le niveau où la section a été effectuée, c'est la lignification très nette du ou des vaisseaux centraux; puis la localisation constante du liber, d'un seul côté du bois, le tout constituant un faisceau libéro-ligneux analogue à celui d'une nervure foliaire.

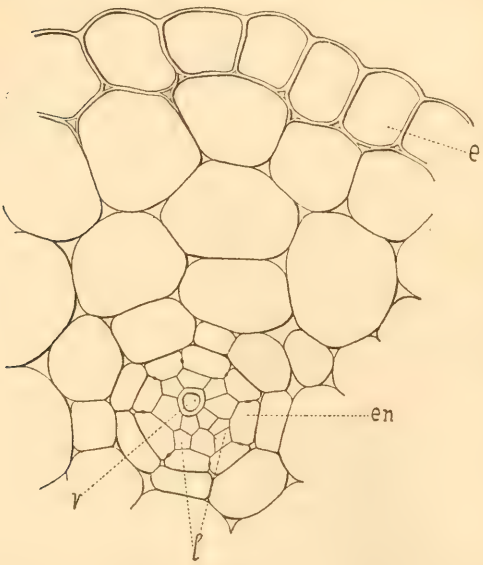


Fig. 33. — *Butomus umbellatus*. — Axe hypocotylé. Coupe dans la moitié inférieure; *e*, épiderme; *en*, endoderme; *l*, liber; *v*, vaisseau central.

Quand on examine une coupe faite tout à fait à la base de l'axe hypocotylé, immédiatement au-dessus du collet, cette structure de feuille n'est pas encore très nette ; on distingue un, ou bien deux vaisseaux inégaux dont le plus grand touche l'endoderme; le liber est encore constitué par deux faisceaux situés de chaque côté du bois, mais rapprochés l'un de l'autre et non placés aux extrémités d'un même diamètre (fig. 32). Mais un peu plus haut, cette disposition est extrêmement nette et on voit claire-

ment le liber formé de deux faisceaux très voisins ou même contigus (touchant d'ailleurs l'endoderme) placés d'un seul côté du bois, représenté le plus souvent par un vaisseau axial (1) (fig. 33). Enfin dans la partie tout à fait supérieure de l'axe hypocotylé, il ne reste plus qu'un seul faisceau libérien et un seul vaisseau central (fig. 34). Le faisceau libérien pouvant se réduire à un seul tube criblé placé contre l'endoderme.

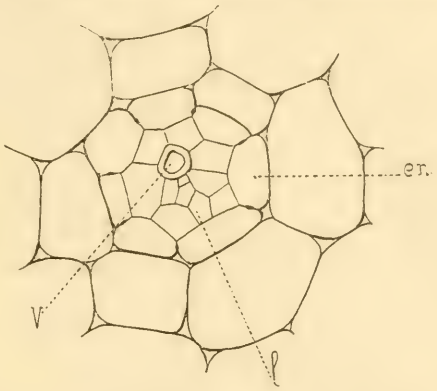


Fig. 34. — *Butomus umbellatus.* — Axe hypocotylé ; coupe dans la moitié supérieure ; *en*, endoderme ; *l*. liber ; *v*, vaisseau central.

En ce qui concerne l'épiderme et l'écorce de l'axe hypocotylé, je signalerai les particularités suivantes (fig. 33).

L'épiderme est généralement formé de cellules à contour assez épaissi, les parois externes étant cutinisées. Cet épiderme est dépourvu de stomates, tout au moins je n'en ai pas remarqué sur les nombreuses coupes que j'ai examinées.

L'écorce est formée en moyenne de cinq assises de cellules, qui dans les trois externes sont grandes, arrondies, et laissent entre elles d'assez larges méats triangulaires. Dans les deux assises internes elles se disposent plus ou moins en séries radiales, et, la dernière qui constitue l'endoderme, a ses cellules généralement cutinisées sur tout leur pourtour, mais avec plissements localisés sur les parois latérales. Cet endoderme, comme celui de la région du collet et pour les mêmes raisons, est généralement un peu irrégulier.

Cotylédon. — Si on fait une coupe transversale dans la gaine, on voit que l'un des bords de celle-ci est en partie recouvert par l'autre. Le cotylédon, dans cette région, se compose d'un parenchyme homogène, formé de cellules un peu arrondies

(1) On peut trouver jusqu'à trois vaisseaux dans le premier tiers de l'axe hypocotylé. Dans ce cas ces vaisseaux sont toujours contigus et d'ailleurs toujours placés dans l'axe du cylindre central.

qui se serrent et diminuent de volume au voisinage de la nervure. Du côté externe ce parenchyme est limité par un épiderme bien cutinisé à cellules assez grandes, tandis que du côté interne, les cellules épidermiques, cutinisées également, sont beaucoup plus petites.

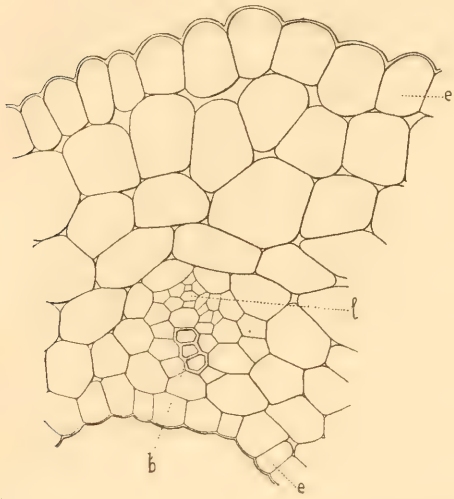


Fig. 35. — *Butomus umbellatus.* — Cotylédon; coupe dans la région de la gaine; *e*, épiderme extérieur; *e'*, épiderme intérieur; *l*, liber; *b*, bois.

Il n'existe qu'une seule nervure : la nervure médiane, laquelle est beaucoup plus rapprochée de l'épiderme interne que de l'autre. Elle est entourée d'une zone de cellules assez serrées, laissant entre elles de très fins méats. Le bois comprend trois vaisseaux bien lignifiés, à l'extérieur desquels se trouve le liber (fig. 35).

Une coupe faite plus haut, là où la gaine est à peine marquée ou n'existe plus, montre que le cotylédon a une section grossièrement elliptique et que sa nervure n'est plus formée que d'un seul vaisseau de bois accompagné d'un liber très réduit.

En résumé, si l'on suit la structure d'un jeune plant de *Butomus umbellatus* de la racine au sommet de l'axe hypocotylé, on remarque que l'on passe peu à peu d'une structure très nette de racine, à une structure de feuille non moins nette ; et tout paraît se passer, semble-t-il, d'après les coupes représentées par les figures 32 à 34, comme s'il y avait déplacement des deux faisceaux libériens opposés, de la racine ; déplacement qui les amènerait peu à peu du même côté du vaisseau ligneux central.

CHAPITRE II. — *ALISMACÉES.*

Les recherches ayant trait à la germination des Alismacées sont plus nombreuses que dans le cas des Butomées. En ce qui con-

cerne la morphologie externe, je citerai tout d'abord le travail de Tittmann (1). Cet auteur a, dès 1821, décrit la germination et les premiers stades du développement de l'*Alisma Plantago* ; il indique, à la base de la plante, la présence d'un épaississement sur lequel, d'après lui, de petites racines adventives sont en train d'apparaître ; alors qu'en réalité ce ne sont que de longs poils absorbants du collet. Puis il suit le développement des feuilles et dit qu'à chacune d'elles correspond une racine latérale. Grâce à elles, la racine principale n'a que très peu d'importance au point de vue de la végétation de la plante.

Plus tard Buchenau (2), au cours de recherches entreprises sur les Butomées, Alismacées et Juncaginées, établit un parallèle entre la façon de végéter et la germination des Alismacées. Il remarque l'apparition des poils absorbants au collet, ainsi que celle des premières racines latérales à la partie supérieure de l'axe hypocotylé : la première se plaçant sous le milieu du cotylédon ; la seconde en face, sous le milieu de la première feuille. De plus, il remarque que l'axe hypocotylé et la racine principale ont un rôle presque insignifiant dans le développement ultérieur de la plante, chose déjà signalée par Tittmann. Le même auteur (3), dans une étude générale des Alismacées, décrit l'ovule, la graine et le fruit des plantes de cette famille et donne trois figures, d'ailleurs peu détaillées, se rapportant à la germination de l'*Alisma natans* (*Elisma natans* Buch.).

M. Schenk (4), dans un ouvrage d'ensemble sur les plantes aquatiques, résume à propos de la germination, les travaux faits jusqu'à cette époque.

Enfin M. J. Lubbock (5) signale le rôle fixateur des grands poils absorbants développés au collet.

En ce qui concerne l'anatomie, je citerai d'abord les travaux

(1) Tittmann, *Die Keimung der Pflanzen durch Beschreibung und Abbildung einzelner Samen und Keimpflanzen erläutert* (Dresde, 1821).

(2) Buchenau, *Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen und Juncagineen* (Engler's Jahrbücher, II, 1882).

(3) Buchenau, dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (A. Engler und K. Prantl. II, 1 Abteilung).

(4) H. Schenk, *Die Biologie der Wassergewxchse* (Bonn, 1886).

(5) Lubbock, *A Contribution to our knowlege of seedlings*, 1892.

de M. Treub (1), puis ceux de M. Flahault (2), qui effectuent chez les Alismacées, le même genre de recherches que chez les Butomées.

M. R. Gérard (3) a étudié la structure anatomique d'un jeune plant de *Damasonium stellatum* ; ses observations ont porté sur un individu déjà assez développé, les trois premières feuilles étant déjà apparues. Je résume ici son travail, en ne m'occupant que du cylindre central. Dans la racine principale, l'auteur distingue un vaisseau axial, de part et d'autre duquel se trouve une cellule réprésentant le liber. Ces cellules ont une section carrée et touchent le vaisseau central ; de sorte que le péricycle n'est pas interrompu. Le passage de la racine à l'axe hypocotylé a lieu par déplacement d'un des éléments libériens, qui vient se confondre avec l'autre, formant ainsi un faisceau libéro-ligneux. Puis le nombre des vaisseaux et des éléments libériens s'accroît peu à peu jusqu'au sommet de l'axe hypocotylé ; ici, comme dans la racine, le liber touche le bois et le tout est entouré d'un péricycle continu.

Plus tard M. A. Schlickum (4) compare dans l'*A. Plantago* le cotylédon aux premières feuilles et indique que les différences anatomiques résident surtout dans l'épiderme, la répartition du parenchyme et le nombre des faisceaux conducteurs.

D'autres auteurs, en particulier : Le Maout et Decaisne (5), Hanstein (6), M. A. Engler (7) s'occupent de la description du fruit ou du développement de l'embryon. Plus récemment M. Kólpin Ravn. F. (8) indique que la propriété de flotter qu'ont les fruits de l'*Alisma Plantago* et du *Sagittaria sagittifolia*, tient à la présence d'un tissu aérifère superficiel.

(1) Treub, *Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones* (Leyde, 1876).

(2) Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* (1878).

(3) Gérard, *Passage de la racine à la tige* (Ann. Sc. nat., 6e série, XI, 1881).

(4) Schlickum, *Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen* (Marburg, 1895).

(5) Le Maout et Decaisne, *Traité général de Botanique* (Édition 1876).

(6) Hanstein, *Botanische Abhandlung aus Gebiet der Morphologie und Physiologie herausgegeben* (Heft 1, 1870-1871).

(7) A. Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (A. Engler und K. Prantl II, 1 Abteilung).

(8) Kólpin Ravn. F., *Om Flydeevnen hos Fröene of vore Vand og Sumpplanter* (Botanisk Tidsskrift. Kjóbenhavn, 1895).

Dans ce chapitre je me propose d'étudier la germination des trois espèces : *Alisma Plantago*, *A. ranunculoides* et *Sagittaria sagittifolia*, en insistant plus particulièrement sur la structure anatomique. Je diviserai ce chapitre en deux paragraphes, le premier se rapportant aux deux premières espèces, le second à la troisième.

Alisma Plantago et Alisma ranunculoides.

1. — Récolte des fruits et époques de la germination des graines.

La récolte des fruits de ces deux espèces, ainsi que leur mise en expérience ont eu lieu environ aux mêmes époques que celles des graines du Butome. Une partie de ces fruits fut placée dans l'eau, une autre sur terre humide. Dans l'eau, les fruits sont d'abord flottants, puis au bout de quelques jours un grand nombre d'entre eux tombent au fond, soit d'eux-mêmes, soit à la suite d'un léger choc. Chez l'*Alisma Plantago* un certain nombre cependant persistent très longtemps à la surface, tandis que chez l'*Alisma ranunculoides*, l'immersion des fruits est relativement beaucoup plus rapide. A partir du moment où la plus grande partie des fruits est submergée, l'eau renouvelée d'abord assez irrégulièrement, est changée environ chaque deux jours.

D'une façon générale, et contrairement à ce qui se passe chez le Butome, la germination dans l'eau de ces deux espèces d'Alisma, s'effectue très bien, et, dans certains cas, elle peut avoir lieu quelques jours seulement après la récolte.

Les deux petits tableaux suivants donnent une idée des époques auxquelles elle peut s'effectuer, ainsi que de sa fréquence dans les mêmes conditions.

Alisma Plantago.

A. Fruits récoltés fin septembre 1905 et mis en expérience au début d'octobre.

9 mars 1906...	5	germin. très avancées.
15 — ...	1	germination.
16 — ...	4	—
28 — ...	1	—

Alisma ranunculoides.

Fruits récoltés les 10, 13, 25 septembre 1906. Mis en germination le 27.

Alisma Plantago.	*Alisma ranunculoides.*
Avril et mai : Nombreuses germinations.	3 octobre... 16 germinat. dont 4 avancées.
B. Fruits récoltés le 25 septembre 1906, mis en expérience le 27.	4 — ... 22 germinations.
4 octobre 1906 : Environ 40 germinations.	

En 1906, les résultats ayant été dès le début très nombreux, je n'ai pas jugé nécessaire de conserver plus longtemps les fruits encore intacts.

Enfin, sur terre humide, j'ai pu également obtenir un assez grand nombre de germinations et y suivre les premières phases du développement des jeunes plantes.

2. — Morphologie externe.

Germination dans l'eau. — Prenons d'abord comme exemple l'*Alisma Plantago*. Rappelons que chaque petit fruit élémentaire est un akène où la graine dépourvue d'albumen renferme un embryon courbé en fer à cheval dans son plan de symétrie.

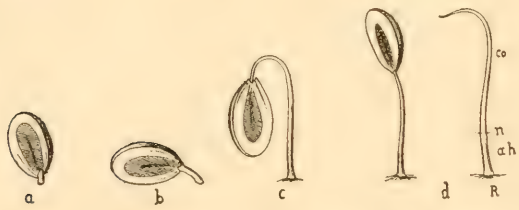


Fig. 36. — *Alisma Plantago.* — Différentes phases de la germination ; R, radicule ; *ah*, axe hypocotylé ; *n*, nœud cotylédonaire ; *co*, cotylédon.

Tout à fait au début, on voit apparaître, du côté du point d'attache du fruit, un petit axe blanc, très légèrement élargi à la base (fig. 36 *a* et *b*) et paraissant, à l'œil nu, coupé presque carrément. Cet axe s'allonge peu à peu en soulevant le fruit, qui, d'abord couché, se redresse de plus en plus (fig. 36 *c* et *d*).

A ce moment on peut, à l'aide d'un faible grossissement, distinguer les trois parties de la jeune plante. L'axe hypocotylé est prolongé en apparence par le cotylédon, dont la pointe, courbée, est encore enveloppée par le péricarpe. Sur la base un

Tittmann puis Schenk disent que l'extrémité inférieure de l'embryon peut rester dans le tégument de la graine, ce qui contribue à le fixer au sol.

peu élargie de l'axe hypocotylé naissent des poils absorbants, indiquant la place du collet, et, la radicule extrêmement petite semble, comme dans le Butome, sortir du milieu de cette couronne de poils. Avec beaucoup d'attention, on peut distinguer, à un renflement, la place du nœud cotylédonaire et voir ainsi que l'axe hypocotylé atteint une longueur d'environ $2^{mm},5$ sur une épaisseur inférieure à $0^{mm},5$.

Le cotylédon d'abord recourbé en crochet, se redresse peu à peu et se débarrasse du péricarpe. Cette enveloppe tombe, soit d'elle-même, soit sous l'action d'un très léger mouvement de l'eau. Cependant, dans quelques cas, elle peut persister à la pointe du cotylédon jusqu'au moment où celui-ci se flétrit. Au bout de quelques jours, on distingue nettement le point d'attache du cotylédon sur l'axe hypocotylé, par suite du développement de la gaine, fendue sur le côté et abritant la gemmule. De cette gaine, on voit bientôt s'échapper une petite protubérance, début de la première feuille ; en même temps la radicule se développe en racine principale. Enfin, dès que la pointe de la première feuille s'est dégagée de la gaine cotylédonaire, tout l'ensemble se teinte de vert, sauf naturellement la racine (fig. 37, *a*, *b*, *c*).

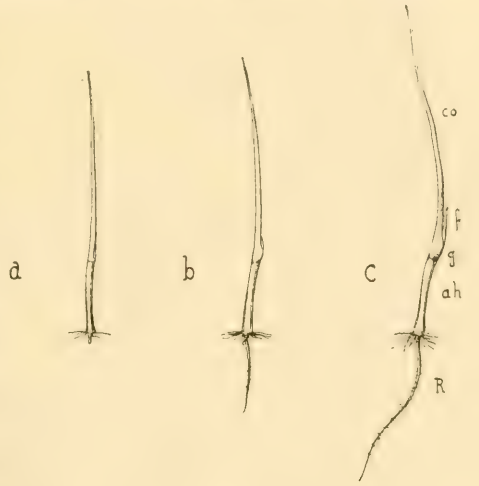


Fig. 37. — *Alisma Plantago.* — Jeunes plants ; R, racine principale ; *ah*, axe hypocotylé ; *g*, gaine ; *co*, cotylédon ; *f*, première feuille.

Si l'on suit plus loin le développement de la jeune plante, on voit les feuilles apparaître et grandir successivement, mais l'axe épicotylé reste extrêmement court et ne paraît pas dépasser la gaine du cotylédon. Ces feuilles qui peuvent devenir assez longues, sont à bords parallèles, aplaties et parcourues par trois nervures, une médiane et deux marginales. En somme, ce sont des feuilles à peu près linéaires. Leur largeur est d'en-

viron 2 millimètres pour une longueur moyenne de 5 centimètres. Ce n'est guère qu'à partir de la sixième feuille qu'on commence à distinguer un limbe et un pétiole. Cette différenciation s'accentue petit à petit et la neuvième ou dixième feuille a pris à peu près la forme caractéristique des feuilles dressées de l'*A. Plantago*. Il est vrai que la sixième feuille du plant en question n'est plus submergée, mais flottante et que les feuilles 9 et 10 tendent à s'élever dans l'air. Il est bien évident que la profondeur de l'eau influe beaucoup sur le passage plus ou moins rapide des feuilles linéaires aux feuilles pétiolées.

Pendant ce temps, le système radiculaire s'est développé. Tout d'abord la racine principale s'est beaucoup allongée, et peut, parfois, lorsque le plant est muni de ses deux premières feuilles, dépasser 6 centimètres de long. Cette racine qui n'est pas ramifiée, même quand elle est très longue, porte surtout sur sa seconde moitié de nombreux poils absorbants, alors que ceux du collet disparaissent peu à peu.

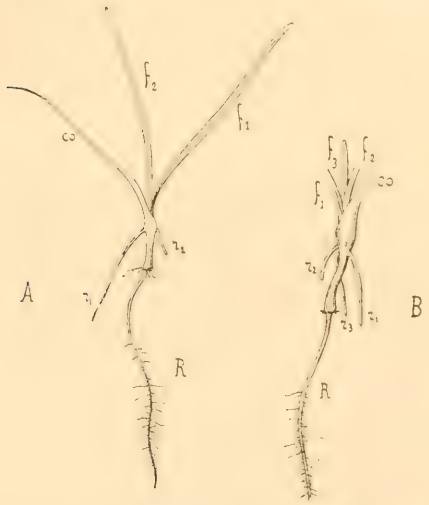


Fig. 38. — *Alisma Plantago*. — A et B, disposition du système radiculaire; R, racine principale; r_1, première racine adventive; r_2, deuxième; r_3, troisième; *co*, cotylédon; f_1, f_2, f_3, feuilles successives.

Enfin, au sommet de l'axe hypocotylé, apparaissent des racines latérales, dont les deux premières se disposent, ainsi que l'a indiqué Buchenau, l'une en face de la région dorsale de la gaine du cotylédon et dans son plan de symétrie, la seconde en face de la première feuille, donc par conséquent en regard de la fente de la gaine cotylédonaire. Généralement, lorsqu'on examine un plant pourvu de trois feuilles, on trouve toujours trois racines latérales (fig. 38). Il paraît, par suite, y avoir, au moins au début de la végétation, une relation entre le nombre de ces racines latérales et celui des feuilles.

Germination sur terre humide. — Les phases de la germination sur terre humide, sont les mêmes que dans l'eau. Au point de vue de la morphologie externe, les différences consistent principalement dans le développement plus rapide de la radicule, qui, alors même que le cotylédon est encore très courbé, ou complètement engagé dans l'enveloppe formée par le péricarpe, a déjà pris une longueur, très grande par rapport au reste du plant (fig. 39 *a* et *b*). En revanche généralement, le cotylédon, les feuilles, et souvent l'axe hypocotylé n'acquièrent qu'une longueur beaucoup moindre que dans l'eau, mais le

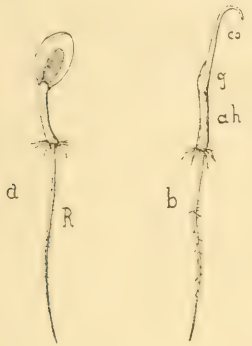


Fig. 39. — *Alisma Plantago.* — Germination sur terre humide; R, racine principale; *ah*, axe hypocotylé; *g*, gaine; *co*, cotylédon.

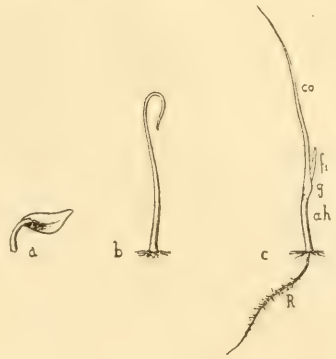


Fig. 40. — *Alisma ranunculoides.* — Différentes phases de la germination. Mêmes lettres que dans les figures précédentes.

verdissement de ces différentes parties est plus accentué et plus rapide.

D'ailleurs, je n'ai pas suivi le développement très loin, la plupart des plants ne sont pas arrivés à dépasser la taille à laquelle ils possèdent leurs deux premières feuilles. En tous cas, la disposition des racines latérales donne lieu aux mêmes remarques que pour les plants développés dans l'eau.

Si maintenant nous comparons la germination et les premières phases du développement de l'*Alisma ranunculoides* avec celles de l'*A. Plantago*, nous voyons que, le fruit de forme différente mis à part, les aspects successifs des premiers stades de la végétation sont les mêmes que dans la plante précédente (fig. 40). Là encore le système radiculaire présente au début, au moins

pour les jeunes plants dont la germination s'est effectuée dans l'eau, les mêmes particularités que chez l'*A. Plantago*.

De même pour les plants développés sur terre humide, on trouve que la radicule s'accroît plus rapidement que les autres parties, de sorte que de bonne heure, la racine principale a acquis une longueur assez grande, alors que l'axe hypocotylé, le cotylédon et les premières feuilles sont beaucoup moins développés que chez les plants correspondants ayant vécu dans l'eau.

3. — Morphologie interne.

De même que pour la morphologie externe, il existe au point de vue anatomique de très grandes ressemblances entre ces deux plantes. D'autre part, les particularités de structure, que présentent les germinations du Butome, se retrouvent généralement ici et souvent même y sont plus nettement accusées. Je pourrai donc aller un peu plus rapidement dans la description anatomique des différentes régions des jeunes plants de ces deux espèces.

Occupons-nous d'abord des germinations de l'*Alisma Plantago* ayant eu lieu dans l'eau. Les coupes successives sont effectuées à partir de la racine, dans un plant assez jeune, analogue à celui représenté en *b* (fig. 37).

Racine (région terminale). — L'assise pilifère est constituée par une couche de cellules assez petites, fortement unies les unes aux autres, et ayant leurs faces antérieures et postérieures assez épaisses, brunâtres.

Dans cette région il n'y a pas encore de poils absorbants.

La zone corticale externe ne comprend à ce niveau que deux assises, formées de cellules assez grandes, surtout dans la première, qui, par sa position, représente l'assise subéreuse et est épaissie seulement du côté extérieur. Ces deux assises laissent entre elles de très petits méats triangulaires. Un peu plus haut, des cloisons tangentielles apparaissent dans les cellules de la seconde assise.

La zone corticale interne se compose de 3 à 4 assises de cellules, assez régulièrement disposées en séries radiales. L'en-

doderme n'est pas très régulier; de plus, il ne présente pas d'épaississements latéraux.

Le cylindre central, très simple, comprend au centre un vaisseau non encore lignifié, de part et d'autre duquel se trouvent deux tubes criblés reconnaissables à leur paroi un peu épaisse et brillante. Chacun d'eux est séparé du vaisseau central par une cellule plus petite. Le reste du cylindre central est occupé par 4 ou 5 grandes cellules assez régulières allant du vaisseau à l'endoderme (fig. 41).

La région du collet donne lieu aux mêmes remarques que chez le Butome. Il existe encore ici un talon, disposé de la même façon et dont la partie supérieure et plus tard toute la surface, porte de longs poils absorbants.

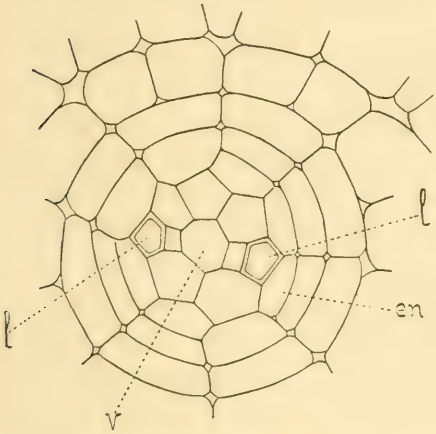


Fig. 41. — *Alisma Plantago.* — Coupe près du sommet de la racine principale ; *en*, endoderme; *l*, liber; *v*, vaisseau central.

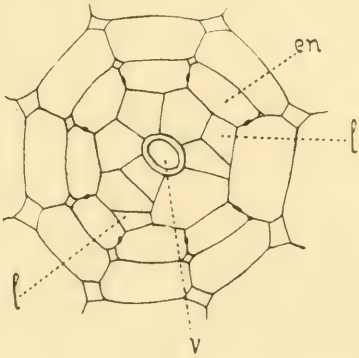


Fig. 42. — *Alisma Plantago.* — Coupe dans la région du collet; *en*, endoderme ; *l*, liber; *v*, vaisseau central.

Si on examine le cylindre central dans cette région, on voit que là encore tout se passe comme si les deux faisceaux libériens tendaient à se rapprocher pour se placer d'un seul côté par rapport au vaisseau central. Ce dernier est ici très nettement lignifié.

L'endoderme, dans cette région, possède des épaississements sur les faces latérales de ses cellules (fig. 42).

Axe hypocotylé. — Ici, le cylindre central est extrêmement simple, et se compose de 5 ou 6 cellules entourant le

vaisseau spiralé central, sur le côté duquel se trouve le liber réduit généralement à un seul tube criblé. Nous retrouvons donc ici, comme dans le Butome, un aspect de nervure foliaire (fig. 43).

Le reste de la section se compose : d'un épiderme, sans stomates et formé de grandes cellules cutinisées extérieurement ; puis d'une écorce comprenant environ 4 couches de cellules : très grandes dans les deux premières ; dans les autres, plus petites et disposées en séries radiales. L'endoderme qui constitue la plus interne de ces deux couches ne présente pas de plissements.

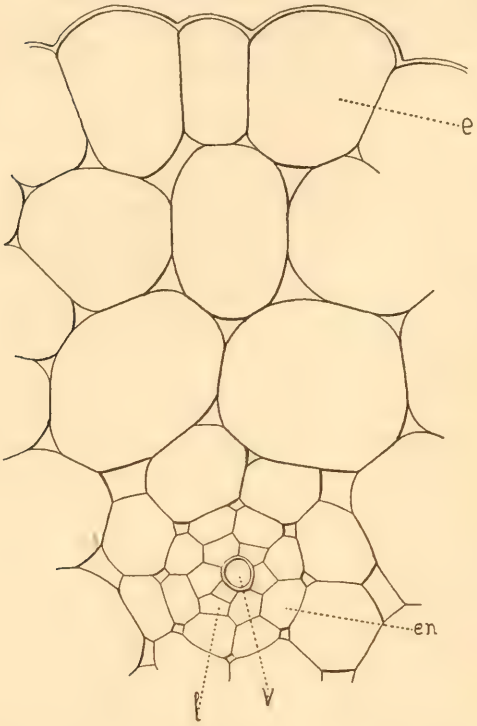


Fig. 43. — *Alisma Plantago*. — Coupe dans l'axe hypocotylé ; *e*, épiderme ; *en*, endoderme ; *l*, liber ; *v*, vaisseau central.

Quant au cotylédon, il rappelle de très près ce que nous avons vu chez le Butome, aussi je ne m'y arrêterai pas.

On remarque, d'après ce qui précède, que la structure du cylindre central de la racine et de l'axe hypocotylé diffère assez sensiblement de celle que décrit M. Gérard chez le *Damasonium stellatum*. Dans la racine de l'*Alisma Plantago*, les deux faisceaux libériens ont une section pentagonale et viennent toucher l'endoderme, de sorte que le péricycle fait défaut, au moins en face du liber ; il en est d'ailleurs de même sur toute l'étendue de l'axe hypocotylé en passant par le collet. D'autre part, le cylindre central de l'axe hypocotylé est toujours très simple : le vaisseau axial est unique jusque vers le cotylédon et il en est

de même du liber qui, généralement, reste réduit à un seul tube criblé appuyé extérieurement contre l'endoderme.

La structure anatomique des germinations de l'*Alisma ranunculoides*, est presque de tout point semblable à celle des germinations de l'*Alisma Plantago*. Je me bornerai, en conséquence, à signaler quelques particularités, qui peuvent tenir à l'espèce, mais plutôt à ce fait que les coupes ont été effectuées dans un plant un peu plus jeune que pour l'*A. Plantago*. Ici en effet, la racine était à peine développée et le cotylédon encore enfermé en grande partie à l'intérieur du fruit.

Dans la racine, l'assise pilifère, non encore pourvue de poils absorbants, a seulement les faces externes de ses cellules épaissies légèrement ; le bois et le liber ne sont d'ailleurs pas encore différenciés dans le cylindre central. Dans l'axe hypocotylé le vaisseau axial n'est pas encore lignifié, en revanche on distingue déjà sur le côté l'ébauche d'un tube criblé.

Si on examine la gaine du cotylédon, dans un plant aussi jeune que celui dont je me suis servi, on est frappé de la grande ressemblance de sa nervure avec le cylindre central de l'axe hypocotylé des plants un peu plus développés. En effet, au centre d'une couronne un peu irrégulière de cellules rayonnantes on distingue un vaisseau central non encore lignifié, puis du côté extérieur et séparé de lui par une petite cellule, un tube criblé, à paroi très mince il est vrai, mais ayant exactement le même aspect que celui de l'axe hypocotylé de l'*A. Plantago* (fig. 44). Ce qui tend à confirmer la façon de voir dans le cylindre central de l'axe hypocotylé une structure de nervure foliaire.

Occupons-nous maintenant des germinations ayant eu lieu sur terre humide et voyons d'abord ce qui se passe chez l'*A. ranunculoides*. Le premier fait qui attire l'attention, est, comme on pouvait s'y attendre, la plus grande différenciation de l'appareil de soutien et du système conducteur.

Dans la racine, les cellules endodermiques ont toutes leurs faces cutinisées, mais principalement les faces latérales. Le cylindre central possède un vaisseau axial fortement lignifié, accompagné comme d'habitude de deux faisceaux libériens diamétralement opposés et touchant l'endoderme.

L'assise pilifère, au niveau de la coupe, ne possède pas de poils absorbants (ils n'existent encore qu'au collet) et est constituée par des cellules à membrane assez mince mais

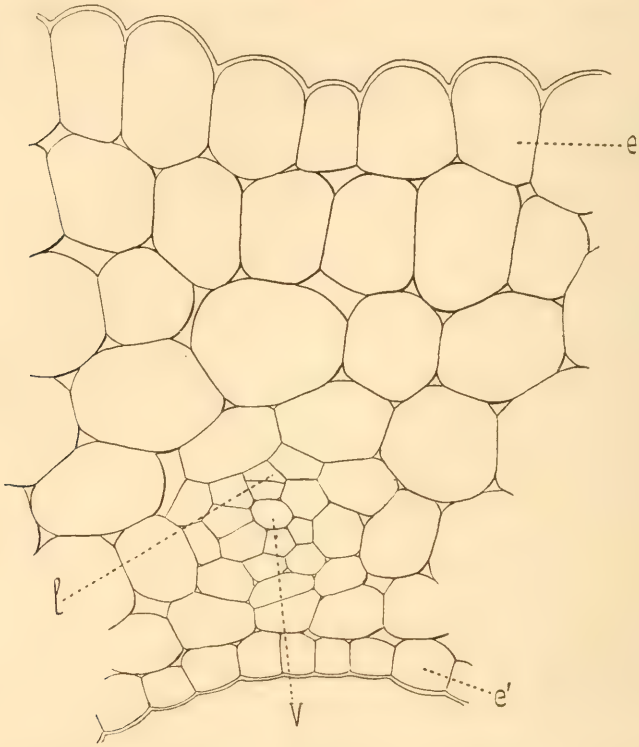


Fig. 44. — *Alisma ranunculoides*. — Coupe dans le cotylédon, région de la gaine; *e*, épiderme externe; *e'*, épiderme interne; *l*, liber; *v*, bois.

colorée en brun. La zone corticale externe se compose d'abord de deux couches de cellules à membrane également brunâtre, puis d'une assise de très grandes cellules à paroi mince, touchant par leur partie profonde la première couche des cellules de la zone corticale interne. Celle-ci comprend trois rangées de cellules assez petites dont la dernière est l'endoderme.

Ces différences mises à part, des coupes pratiquées successivement dans le collet et l'axe hypocotylé ont un aspect semblable à celui des coupes correspondantes de plants ayant vécu dans l'eau, et examinées chez l'*A. Plantago*. Dans l'axe hypocotylé le vaisseau central est seulement un peu plus lignifié, et les faces latérales des cellules endodermiques sont pourvues de

plissements bien visibles. Tout à fait vers le haut de l'axe hypocotylé, on peut trouver deux vaisseaux de bois, accompagnés d'un seul côté d'un faisceau libérien un peu plus compliqué.

En ce qui concerne l'*A. Plantago*, les particularités anatomiques des jeunes plants développés sur terre humide, sont exactement les mêmes.

SAGITTARIA SAGITTIFOLIA.

1. — RÉCOLTE DES FRUITS ET ÉPOQUES DE LA GERMINATION DES GRAINES.

La récolte des fruits du *Sagittaria sagittifolia* a lieu au même moment que celle des fruits des deux plantes précédentes et leur mise en expérience est pratiquée de la même manière. D'une façon générale, les fruits récoltés sont tels, qu'à la moindre pression, tous les akènes qui les forment se détachent du receptacle sans aucune difficulté.

Dans l'eau, ici encore, les fruits sont d'abord flottants et au bout d'un temps parfois assez long, un grand nombre d'entre eux tombent au fond; d'autres, au contraire, flottent pendant plusieurs mois, et même peuvent germer parfois dans cette position.

Le tableau suivant indique les dates ainsi que la fréquence des germinations dans les expériences que j'ai poursuivies pendant deux ans.

Dans l'eau :		Sur terre humide :	
A. Fruits récoltés et mis en expérience au début d'octobre 1905.		*A.* Fruits récoltés et mis en expérience au début d'octobre 1905.	
7 mars 1906...	1 germination.	2 juillet 1906...	1 germination.
8 mai 1906....	1 —		
20 —	3 —		
4 juin 1906....	1 —		
20 —	Nombreuses.		
B. Fruits récoltés fin septembre 1906, mis en expérience le 20 septembre.		*B.* Fruits récoltés fin septembre 1906, mis en expérience le 29 septembre.	
21 janv. 1907...	2 germinations.	10 juillet 1907...	3 germinations.
18 mai 1907....	Nombreuses.		
Les germinations se poursuivent ainsi assez nombreuses jusqu'en juillet.			

On voit qu'ici, la germination sur terre humide est beaucoup

plus difficile que chez l'*Alisma Plantago* et l'*A. ranunculoides*; et, d'autre part, les jeunes plants se maintiennent difficilement vivants dans de telles conditions. J'ai pu cependant en conserver deux pendant un temps suffisamment long pour que l'un d'eux puisse acquérir ses deux premières feuilles.

2. — Morphologie externe.

Germination dans l'eau. — La germination de la graine, ainsi que les premières phases de la végétation de la jeune plante, rappellent à peu près exactement ce qui a lieu chez l'*A. Plantago* et l'*A. ranunculoides*. Ici encore, du côté du point d'attache du fruit élémentaire, on voit apparaître l'axe hypocotylé, avec son talon basilaire, portant une couronne de poils absorbants, indiquant le collet, au-dessous duquel s'aperçoit un petit cône : la

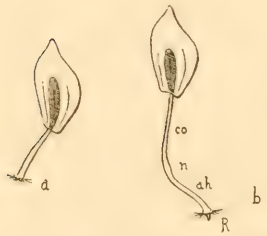


Fig. 45. — *Sagittaria sagittifolia.* — Premières phases de la germination ; R. radicule ; *ah*, axe hypocotylé ; *n*, nœud cotylédonaire ; *co*, cotylédon.

Fig. 46. — *Sagittaria sagittifolia.* — Plants plus âgés.

radicule non encore développée. L'axe hypocotylé qui peut atteindre en moyenne 6 millimètres sur une épaisseur de moins de 1 millimètre, porte au sommet un léger renflement marquant la place du nœud cotylédonaire, au delà duquel s'étend le cotylédon, dont l'extrémité reste pendant longtemps enfermée dans le péricarpe du fruit (fig. 45 *a* et *b*). Puis toutes ces ré-

gions se développent et, sauf la racine, verdissent peu à peu. Généralement, la radicule s'allonge en racine principale (fig. 46, *a*, *b*), puis des racines latérales se développent au nœud cotylédonaire et se disposent comme dans le genre *Alisma* ; sou-

Fig. 47. — *Sagittaria sagittifolia*. — Plants où les racines adventives remplacent la racine principale non développée.

vent d'ailleurs elles sont plus longues que la racine principale. Il arrive même parfois que celle-ci reste rudimentaire, tandis qu'il existe de grandes racines latérales et plusieurs feuilles assez bien développées (fig. 47, *a* et *b*).

Les feuilles naissent successivement de la gemmule, enveloppée par la gaine fendue du cotylédon, lequel se flétrit peu à peu. Ces premières feuilles, d'ailleurs submergées, ont en moyenne 35 millimètres de long sur une largeur de 3 millimètres: elles sont rubanées et possèdent trois nervures longitudinales, très nettes : une médiane bien visible et deux marginales; de petites nervures transversales relient entre elles les précédentes.

Germination sur terre humide. — D'une façon générale, les différentes phases de la germination sur terre humide sont les mêmes que lorsque celle-ci s'effectue dans

l'eau. Mais le cotylédon ne peut soulever le péricarpe du fruit, de sorte qu'il se courbe fortement : sa gaine étant fixée au sommet de l'axe hypocotylé dressé, son extrémité reposant sur le sol dans le péricarpe (fig. 48). Il peut d'autre part arriver que toute la jeune plante reste couchée sur le sol, au moins au début.

La racine, dans les quelques germinations que j'ai obtenues de cette façon, est toujours courte, même après l'apparition des premières feuilles, alors, la première racine latérale, fixée comme d'habitude à la base du cotylédon, du côté dorsal de la gaine, se développe beaucoup pour la remplacer (fig. 48 r_1). Quant aux deux premières feuilles, les seules que j'aie vues se produire, elles sont rubanées comme les feuilles submergées.

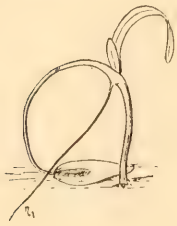


Fig. 48. — *Sagittaria sagittifolia.* — Germination sur terre humide ; r_1, première racine adventive.

En somme, dans les germinations sur terre humide, les plants sont plus ramassés que ceux dont le développement s'est effectué dans l'eau ; c'est ce qui a déjà lieu pour l'*A. Plantago* et l'*A. ranunculoides*. Mais, contrairement à ce qui se passe chez ces végétaux, la racine n'acquiert pas un développement relatif plus grand que lorsque l'évolution de la jeune plante s'effectue dans l'eau. Il est cependant nécessaire d'ajouter que le petit nombre de germinations que j'ai obtenues sur terre humide ne permet pas d'affirmer la généralité de ce fait.

3. — Morphologie interne.

Examinons d'abord ce qui se passe chez les jeunes plants provenant de germinations effectuées dans l'eau.

Racine. — La structure de la racine, comparée à celle des plantes précédentes, ne présente généralement rien de particulier. Là encore, lorsque le cylindre central est différencié complètement, on trouve au centre un vaisseau axial (nettement lignifié et spiralé vers la base de la racine), par rapport auquel se trouvent deux faisceaux libériens diamétralement opposés. Dans les mêmes régions, l'endoderme possède des plissements cutinisés (fig. 49, R et R').

Le cylindre central de la région du collet donne lieu exactement aux mêmes remarques que chez le *Butomus* et les *Alisma*. Les faisceaux libériens diamétralement opposés dans

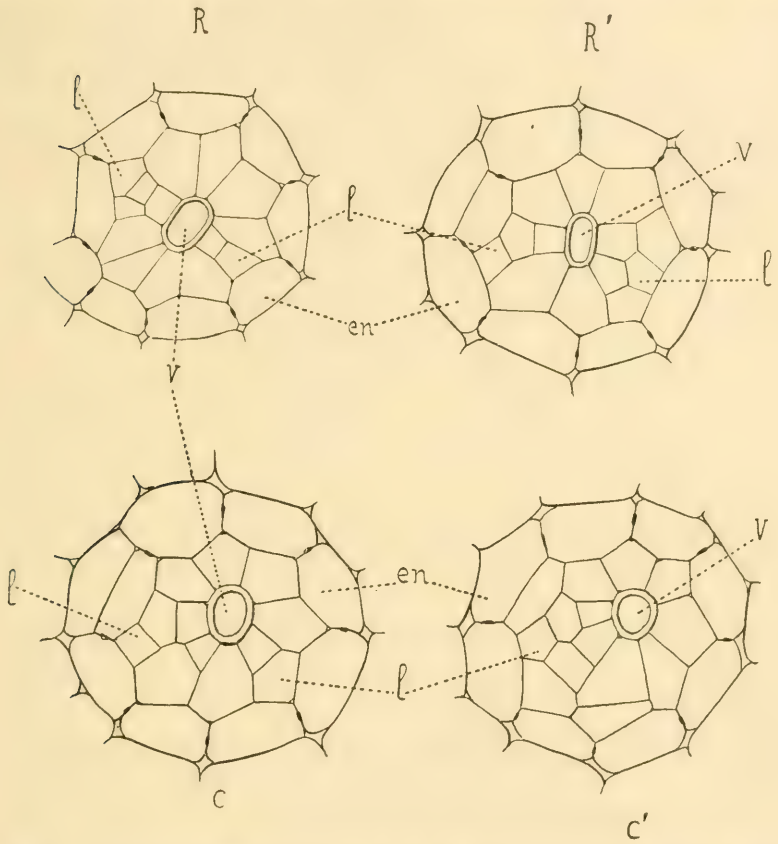


Fig. 49. — *Sagittaria sagittifolia*. — R et R', coupes successives dans la racine principale. C et C', coupes successives dans le collet; *en*, endoderme ; *l*, liber ; *v*, vaisseau central.

la racine, se rapprochent peu à peu l'un de l'autre, comme on peut le voir par la figure 49 (fig. 49, C et C').

Axe hypocotylé. — Ici encore, le liber se plaçant d'un seul côté du bois, nous retrouvons pour le cylindre central une structure de nervure foliaire, mais pas toujours aussi simple que chez l'*A. Plantago* ou l'*A. ranunculoides*. Tout d'abord, assez souvent, dans la portion supérieure de l'axe hypocotylé, le nombre des vaisseaux du bois (d'ailleurs bien lignifiés) augmente : on peut en trouver deux, plus rarement

trois. D'autre part, si le faisceau libérien est parfois aussi simple que chez l'*A. Plantago*, assez souvent il est plus compliqué (fig. 50). Enfin, tout à fait vers le haut de l'axe hypocotylé, il arrive généralement que le liber se dispose en arc sur le pourtour du ou des vaisseaux ; cependant il existe toujours une région du cylindre central où le bois n'est séparé de l'endoderme que par une ou deux grandes cellules, alors qu'elles sont plus petites et disposées sur un grand

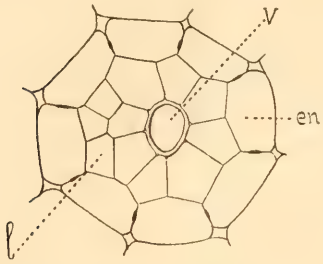


Fig. 50. — *Sagittaria sagittifolia.* — Axe hypocotylé ; *en*, endoderme ; *l*, liber ; *v*, vaisseau central.

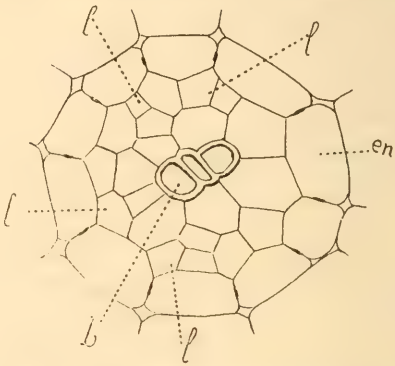


Fig. 51. — *Sagittaria sagittifolia*, — Région supérieure de l'axe hypocotylé. Mêmes lettres ; *b*, bois.

nombre d'assises, sur le reste du pourtour du bois (fig. 51). De sorte que la symétrie bilatérale du cylindre central existe jusqu'au sommet de l'axe hypocotylé.

Pour ce qui est de l'épiderme et de l'écorce, ils sont construits comme chez les *Alisma*. Cependant, l'endoderme présente généralement des épaississements.

Je ne m'arrêterai pas au cotylédon, car sa structure ne diffère pas de celle du cotylédon des plantes précédentes.

Voyons maintenant ce qui se passe chez les jeunes plants provenant de germinations ayant eu lieu sur terre humide. Au premier abord, on remarque une différenciation, des éléments de soutien et du système conducteur, beaucoup plus complète que chez l'*A. Plantago* ou l'*A. ranunculoides*. En tout cas, la structure de nervure foliaire du cylindre central est toujours conservée et même est plus accentuée par suite de la disposition et de la taille relative des vaisseaux ligneux.

Examinons successivement des coupes faites vers la base, la région moyenne et la partie supérieure de l'axe hypocotylé.

Disons de suite que l'épiderme et l'écorce se comportent comme dans le cas d'une germination dans l'eau ; cependant les méats sont peut-être un peu moins grands entre les cellules corticales. De plus, les cellules de la zone corticale interne ne se disposent pas très régulièrement en séries radiales, sauf tout à fait au voisinage du cylindre central, et encore pas sur toute la circonférence de la coupe. L'endoderme possède des plissements très accentués ; d'autre part, presque toujours les cellules endodermiques sont cutinisées sur leur face antérieure.

Dans le cylindre central, le péricycle paraît faire défaut d'un bout à l'autre de l'axe hypocotylé. Les vaisseaux du bois, fortement lignifiés, se répartissent de la façon suivante. Tout d'abord leur ensemble forme une masse, sorte de faisceau grossièrement triangulaire, dont la partie généralement la plus large touche toujours l'endoderme (fig. 53). Dans la portion inférieure de l'axe hypocotylé, ce faisceau comprend trois ou quatre vaisseaux, dont l'un, toujours très large, occupe le centre du cylindre central. Le liber, sur les côtés du bois, forme généralement deux faisceaux séparés entre eux par deux ou trois grandes cellules, allant du vaisseau central à l'endoderme (fig. 52).

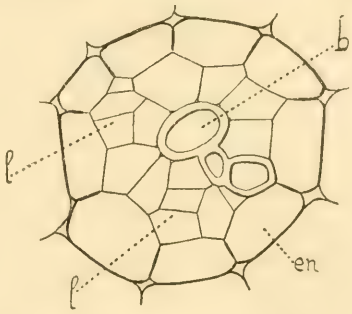


Fig. 52. — *Sagittaria sagittifolia.* — Germination sur terre humide : coupe dans l'axe hypocotylé : *en*, endoderme ; *l*, liber ; *b*, bois.

Dans la région moyenne, l'endoderme ne présente le plus souvent que les plissements habituels des faces latérales de ses cellules. Quant au cylindre central, sa symétrie bilatérale est peut-être plus nette que dans la région précédente. Le bois se comporte comme dans la partie inférieure de l'axe hypocotylé, mais le liber parfois ne forme qu'une seule masse ; d'autres fois, deux faisceaux séparés par une grande cellule, à paroi souvent épaissie, reliant directement le vaisseaux central à l'endoderme (fig. 53).

Enfin tout à fait vers le haut de l'axe hypocotylé le nombre des vaisseaux diminue et tombe à 3 ou à 2; le faisceau de bois ne touche plus l'endoderme, mais en est séparé par une rangée de cellules assez grosses et peu nombreuses; le vaisseau central est toujours large et bien lignifié.

En somme, la présence de ce vaisseau est généralement cons-

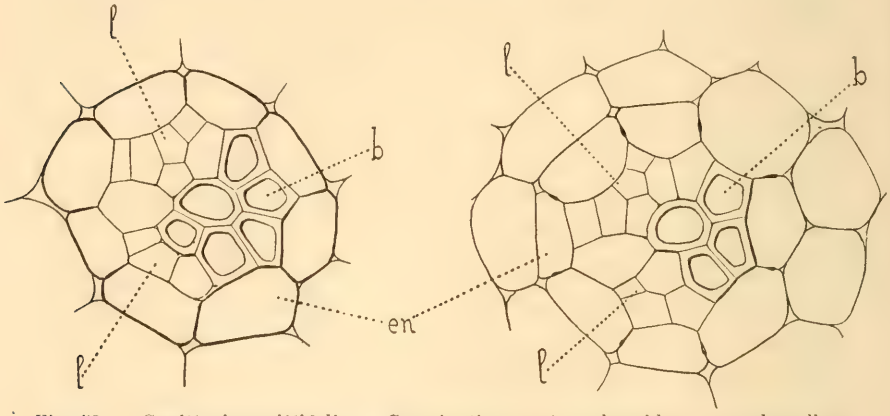


Fig. 53. — *Sagittaria sagittifolia.* — Germination sur terre humide; coupe dans l'axe hypocotylé. Mêmes lettres que dans la figure 52.

tante et le liber toujours placé d'un seul côté par rapport à ce dernier.

Nous avons vu que, dans le cylindre central de la racine principale, aussi bien chez les Butomées que chez les Alismacées, le liber et le bois mis à part, le reste du cylindre central est occupé par quelques grandes cellules, alternant avec l'endoderme et s'étendant chacune sur toute la largeur comprise entre cette assise et le vaisseau central. Quelle est la signification de cet ensemble de cellules? En premier lieu, il ne semble guère qu'on puisse le considérer comme représentant le péricycle; deux raisons paraissent appuyer cette hypothèse : tout d'abord cette assise de cellules manque en face des tubes criblés; d'autre part, la racine principale, même lorsqu'elle est très longue, ne se ramifie pas. Si on admet l'absence de péricycle dans la racine, il faut également l'admettre dans l axe hypocotylé, qui, en dehors de la disposition relative du bois et du liber, présente une zone de grandes cellules analogues à celles qui, dans la racine, relient l'endoderme au vaisseau central.

Mais, on peut aussi supposer que l'absence de radicelles sur la racine principale, est corrélative de l'apparition précoce et du développement rapide des racines adventives; dans ces conditions la fonction rhizogène du péricycle ne devient plus indispensable et n'aurait pas lieu de se manifester.

Il est donc, en somme, très difficile de se prononcer sur la signification de cette assise de cellules.

CHAPITRE III. — *NAIADACÉES.*

Les auteurs qui se sont occupés de la germination et des premières phases du développement des végétaux de la famille des Naïadacées, sont assez nombreux. En me bornant aux deux tribus des Potamées et Naïadées, dans lesquelles se trouvent les plantes qui font l'objet de mon travail, je citerai par ordre de date les auteurs suivants :

Potamées. — Tittmann (1), à l'époque où il s'occupe de la germination de l'*Alisma Plantago*, décrit celle du *Potamogeton natans*; mais là encore on trouve un certain nombre d'inexactitudes; en particulier il prend de nouveau les poils absorbants du collet pour des racines adventives, et ne semble pas distinguer nettement la racine de l'axe hypocotylé.

Le Maout et Decaisne (2), dans leur traité général de Botanique, donnent des figures du fruit, de la graine et de l'embryon du *Potamogeton crispus*. De plus, ils indiquent dans le fruit l'existence de deux valves qui s'écartent à la germination.

Plus tard, Irmisch (3), dans un travail relatif à la germination de quelques Potamots, rappelle tout d'abord que, dans des recherches antérieures, il s'est occupé du mode de végétation d'un assez grand nombre d'espèces : *P. natans*, *lucens*, *crispus*, *obtusifolius*, *pectinatus*; puis *P. trichoides*, *P. densus*, etc. Ensuite l'auteur étudie d'une manière très précise la germination du *Potamogeton lucens*. Après avoir signalé le soulèvement

(1) Tittmann, même ouvrage que précédemment.
(2) Le Maout et Decaisne, *Id.*
(3) Irmisch, *Bemerkungen über die Keimpflanzen einiger Potamogeton-Arten* (Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften, 1878).

du couvercle du fruit, il suit le développement des différentes parties de l'embryon. A la base de l'axe hypocotylé, il indique la présence d'un disque élargi, du milieu duquel part la racine principale. Cette partie est recouverte inférieurement de longs poils absorbants. Puis, après avoir décrit la racine, le cotylédon et les premières feuilles, l'auteur signale la présence de racines adventives à la base du cotylédon et suit le développement de certains bourgeons axillaires des feuilles inférieures, lesquels donnent des rameaux rampants dont il décrit l'aspect et le mode de végétation. Cette étude très précise a été faite, on le voit, surtout au point de vue de la morphologie externe. En ce qui concerne l'anatomie, l'auteur se borne à signaler, sans entrer dans aucun détail, la présence d'un faisceau libéroligneux dans le cylindre central de l'axe hypocotylé et dans le cotylédon.

M. Treub (1) a fait sur la racine du *Potamogeton crispus* les mêmes recherches que précédemment chez les Butomées et Alismacées. Il en est de même de M. Flahault (2) pour la radicule du *Potamogeton natans*.

M. Schenk (3) signale la présence de cavités aérifères dans le péricarpe du fruit des *Potamogeton* et dit que celui-ci finit par s'immerger par suite de l'introduction de l'eau dans ces cavités. D'après le même auteur, la racine principale n'a qu'une importance très relative pour la plante à cause du grand nombre et de la précocité des racines latérales. M. Schenk au au cours de son travail cite M. Warming auquel il emprunte une figure se rapportant à *P. lucens*. D'après M. Warming (4), les poils absorbants ont non seulement un rôle nourricier, mais aussi un rôle fixateur.

M. Ascherson (5) donne des indications sur l'embryon dans le genre *Potamogeton* et signale également dans le fruit la présence d'un petit couvercle, qui saute à la germination.

Plus récemment, M. Sauvageau (6), au cours de recherches

(1) Treub, *loc. cit.*
(2) Flahaut, *loc. cit.*
(3) Schenk, *loc. cit.*
(4) Warming, *Botanische Zeitung*, 1883.
(5) Ascherson, dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (A. Engler und K. Prantl, II, 1 Abteilung).
(6) Sauvageau, *Notes biologiques sur les* Potamogeton (Journ. de Bot., 1894).

sur la multiplication végétative des Potamots, fait un certain nombre de remarques sur la germination de plusieurs espèces et résume comme il suit ses observations : « Les fruits de *Potamogeton*, après leur maturité apparente, restent généralement longtemps sans germer; le *P. densus*, toutefois, produit des fruits qui se développent en plantule peu de jours après qu'ils sont tombés sur le sol; les fruits du *P. trichoides* germent pendant l'hiver, ceux de *P. lucens*, *P. crispus*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus* attendent plusieurs mois et même près d'une année avant de germer (1) »; enfin *P. natans* devrait passer deux ou trois ans à l'état de vie latente.

Enfin M. Kólpin Ravn. F. (2) signale encore la présence d'espaces aérifères intercellulaires dans le fruit des Potamots.

Naïadées. — M. Magnus (3), dans un travail relatif au genre Naïas, donne des renseignements très détaillés sur les différents travaux relatifs au fruit, à la graine et à la germination.

Je laisserai de côté les recherches ayant trait au fruit et à la graine, recherches très nombreuses et presque toutes critiquées par M. Magnus. Je rappellerai simplement que l'auteur, après avoir suivi le développement du fruit, conclut, en fin de compte, que la graine est enveloppée d'un tégument épais, formé d'un tissu pierreux, constitué par une dizaine d'assises de cellules fortement épaissies et ponctuées, recouvert chez le *Naias major*, par un épiderme, dont les cellules assez grandes, sont au contraire à parois minces. Avant M. Magnus, beaucoup d'auteurs ont considéré ce tissu pierreux comme faisant partie du péricarpe du fruit.

M. A. B. Rendle (4), dans un travail plus récent, s'occupe assez longuement du fruit des différentes espèces du genre *Naias*.

Parmi les travaux qui se rapportent à la germination, M. Magnus cite ceux d'Irmisch, de Gaspari et de Braun.

Irmisch (5) voit que le tégument de la graine est, à la germi-

(1) Sauvageau, *loc. cit.*
(2) Kólpin Ravn. F., *loc. cit.*
(3) Magnus, *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Naias* (Berlin, 1870), et dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (A. Engler und K. Prantl, II, 1 Abteilung).
(4) A. B. Rendle, Najadaceæ dans *Engl. Pflanzenreich*, 1901.
(5) Irmisch, *Regensburger Flora*, 1865, p. 83.

nation, fendu en long et souvent soulevé par le cotylédon. Il étudie également la disposition des racines adventives et leurs relations avec les feuilles.

Gaspari indique que, non seulement le tégument est fendu en long, mais est, de plus, divisé en deux moitiés inégales, desquelles la supérieure, plus grande, recouvre pendant quelque temps la pointe du cotylédon.

D'autre part, Magnus signale les particularités suivantes. Au début, la racine principale est pourvue de longs poils absorbants, partant du point où elle touche l'axe hypocotylé. L'un des bords de la gaine du cotylédon recouvre l'autre, le reste du cotylédon a l'aspect d'un pétiole arrondi, allongé en forme de poinçon. Enfin l'auteur, suivant la plante jusqu'à la floraison, étudie successivement la position des premières feuilles, la ramification et la disposition des racines adventives. Il en est de même, plus tard, pour M. H. Schenk (1).

Dans ce chapitre, je vais étudier la germination de deux espèces de Potamots : le *Potamogeton perfoliatus* et le *P. natans*, et d'une seule espèce de Naïade, le *Naias major*. Comme on vient de le voir, la morphologie externe du développement d'un certain nombre de ces végétaux ayant été suivie de très près par plusieurs auteurs et plus particulièrement par Irmisch et Magnus, je m'attacherai surtout à la description anatomique des différentes parties des jeunes plants en voie de croissance.

Ce chapitre sera divisé en deux paragraphes, correspondant chacun à l'une des deux tribus précédentes.

POTAMÉES

La germination du *Potamogeton perfoliatus*, n'ayant pas été décrite par Irmisch, je prendrai cette espèce comme type d'étude.

1. — Récolte des fruits et époques de la germination des graines.

La récolte des fruits des différentes espèces de Potamots doit se faire généralement plus tôt que celle des fruits des Alismacées.

1) Schenk, *loc. cit.*

Le moment qui paraît le plus convenable est le début de septembre. Les germinations peuvent commencer dès le milieu de ce mois et se poursuivre jusqu'en juillet de l'année suivante avec un maximum, vers mai ou juin.

Les fruits placés dans l'eau sont d'abord flottants, et ceci grâce à la partie externe et lacuneuse du péricarpe; car si on les racle, de façon à enlever cette région et à mettre à nu la partie sclérifiée, les fruits tombent au fond.

En tout cas, au bout d'un temps plus ou moins long, parfois quelques mois, la partie lacuneuse s'altère ou se détruit, se laisse pénétrer par l'eau et le fruit s'enfonce. La plupart du temps, la germination n'a lieu que lorsqu'il est submergé. Sur terre humide, elle peut aussi se produire, tout au moins chez le *P. perfoliatus*; mais il m'a été impossible de conserver les jeunes plants dans ces conditions. J'ai été obligé de les transporter dans l'eau, immédiatement après le soulèvement du couvercle du fruit, pour qu'ils puissent continuer leur évolution. De sorte qu'il n'y aura pas lieu de faire à ce sujet une distinction entre ces derniers et les précédents.

Le petit tableau suivant indique la fréquence des germinations aux différentes époques de l'année.

Potamogeton perfoliatus.

Fruits récoltés et mis en expérience au commencement de septembre 1906.

Dans l'eau.		Sur terre humide.	
16 sept. 1906. .	1 germination.	26 janvier 1906...	3 germinations.
21 mars 1907...	2 germinations.	4 février.....	1 —
15 mai 1907....	Très nombreuses.	28 mars.	1 —
Juin	Un peu moins nombreuses.	17 mai.....	2
		23 mai..... ...	1 —

Potamogeton natans.

15 mai 1907....	3 germinations.	Aucune.
21 —	4 —	
Juin.....	Nombreuses.	

Plus heureux que M. Sauvageau, j'ai obtenu des germinations de *P. natans* dès le mois de mai qui suivit la récolte.

2. — Morphologie externe.

Voici quelles sont, pour le *Potamogeton perfoliatus*, les différentes phases de la germination. Tout d'abord, si on enlève la partie aérifère du péricarpe, on peut voir que le couvercle allongé, qui en se déboîtant permet à l'embryon de se développer, se trouve du côté externe du fruit, et est séparé du reste par un sillon continu. Si on fait une coupe transversale au travers du péricarpe, on remarque que dans sa partie sclérifiée, la région correspondant au sillon est occupée par une ligne de cellules, dont les parois sont restées cellulosiques. Ces particularités de structure sont d'ailleurs bien visibles dans les fruits un peu plus gros du *P. natans* (fig. 54, A).

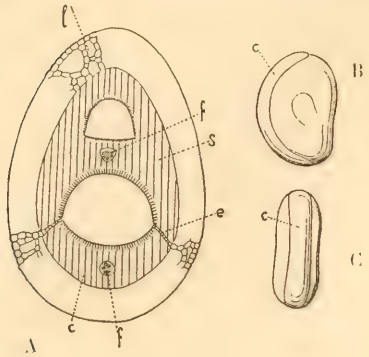


Fig. 54. — *Potamogeton natans.* — A, coupe schématique du fruit : *l*, partie lacuneuse et aérifère du péricarpe ; *s*, partie sclérifiée ; *e*, portion cellulosique séparant le couvercle C du reste de la portion sclérifiée du péricarpe ; B, fruit, le tissu lacuneux étant enlevé ; *c*, couvercle ; C, le même, vu du côté du couvercle.

Dès lors, on comprend facilement comment ce couvercle est soulevé par l'embryon, puisqu'il est relié au reste du tissu sclérifié par une zone de moindre résistance, laquelle peut se décomposer dans l'eau en même temps que la partie externe et lacuneuse du fruit.

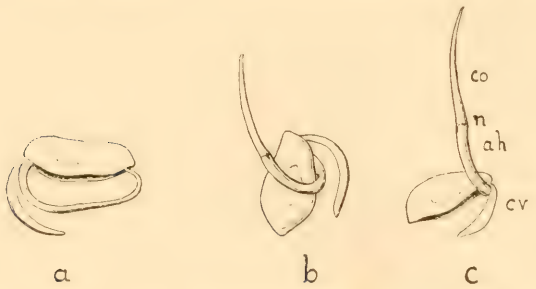


Fig. 55. — *Potamogeton perfoliatus.* — Premières phases de la germination ; *cv*, couvercle ; *ah*, axe hypocotylé ; *n*, nœud cotylédonaire ; *co*, cotylédon.

L'embryon étant fortement courbé, lorsque le couvercle a été repoussé, sans être d'ailleurs détaché, la jeune plante, suivant les cas, peut être de suite rectiligne ou bien demeurer courbée en arc (fig. 55).

le cotylédon pouvant rester par son extrémité dans la cavité du fruit, parfois jusqu'à l'apparition d'un certain nombre de feuilles et se flétrir dans cette position (fig. 56).

A la base de l'axe hypocotylé, qui souvent reste longtemps enveloppée des deux parties écartées du péricarpe, il existe toujours un fort talon, indiquant la région du collet et auquel la racine principale s'attache non au milieu, mais tout à fait sur le côté. Là, comme chez les Butomées et les Alismacées, se fixent les premiers et grands poils absorbants.

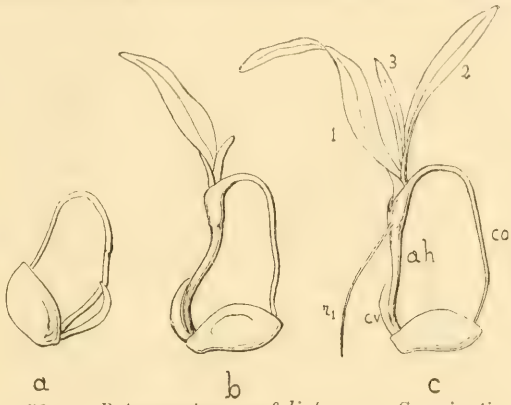


Fig. 56. — *Potamogeton perfoliatus.* — Germinations peu avancées ; *cv*, couvercle ; *ah*, axe hypocotylé ; *co*, cotylédon ; *r*, première racine adventive ; 1, 2, 3, premières feuilles.

D'autre part la radicule ne s'allonge pas toujours en racine principale, elle peut rester rudimentaire. Dans ce cas, c'est la première racine latérale qui s'allongeant vient remplacer la racine principale. Cette première racine n'est pas placée exactement comme chez les Alismacées; elle apparaît encore à la base du cotylédon mais se place un peu de côté, plus ou moins près du dos ou de la fente de la gaine.

La racine principale, quand elle se développe, peut acquérir une très grande longueur, 7 à 8 centimètres et plus, sans d'ailleurs se ramifier. De bonne heure elle porte des poils absorbants serrés surtout près de son extrémité. L'axe hypocotylé, au contraire, ne dépasse guère 5 millimètres sur un peu moins de 1 millimètre de diamètre.

En revanche, la gaine du cotylédon est relativement longue, et fendue sur presque toute sa longueur, sauf près de la base.

L'axe épicotylé n'est pour ainsi dire pas visible, tant qu'il n'y a que deux ou trois feuilles; mais il s'allonge peu à peu, portant des feuilles régulièrement échelonnées disposées sur deux rangs et laissant entre elles d'assez longs entre-nœuds. Puis

lorsque le plant a pris une longueur de 4 à 5 centimètres, il émet à l'aisselle de ses feuilles inférieures des rameaux qui viennent ramper sur le fond, se transformant ainsi en stolons. Ces formations ayant été décrites par Irmisch dans un certain nombre d'espèces, je ne m'y arrêterai pas.

La germination ainsi que les premières phases du développement du *Potamogeton natans*, rappellent de très près ce qui se passe chez le *P. perfoliatus*. Lorsque les feuilles ne sont pas encore formées, les seules différences que l'on constate résident d'abord dans la taille généralement plus grande des jeunes plants et dans ce fait qu'ils ne restent jamais courbés en arc, comme cela se produit quelquefois dans l'espèce précédente. En tout cas je ne l'ai pas remarqué sur les nombreuses germinations que j'ai obtenues (fig. 57, *a*, *b*). De plus, généralement, la radicule se développe toujours en racine principale, comme d'habitude, non ramifiée. Elle s'attache encore dans une position excentrique sur le large talon couvert de poils absorbants, correspondant à la région du collet.

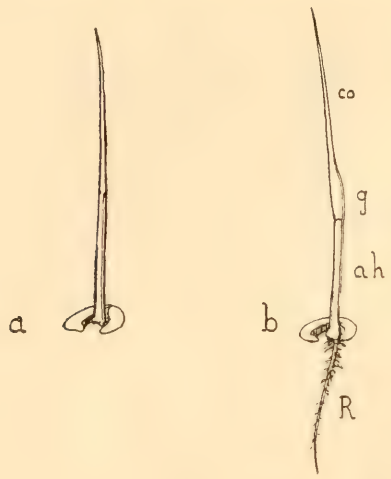


Fig. 57. — *Potamogeton natans*. — Premières phases de la germination; le péricarpe, dont la portion lacuneuse est plus ou moins décomposée, entoure la base de l'axe hypocotylé; R, racine; *ah*, axe hypocotylé; *g*, gaine; *co*, cotylédon.

Les racines adventives donnent lieu aux mêmes remarques que dans l'espèce précédente.

3. — Morphologie interne.

Examinons une série de coupes successives faites dans le *P. perfoliatus*, de la racine principale au sommet de l'axe hypocotylé, dans un plant où la racine principale a pris déjà une certaine étendue.

Racine. — Près de son sommet, mais encore dans la région des poils absorbants la racine possède la structure suivante (fig. 58).

L'assise pilifère est formée de cellules assez grandes, à parois

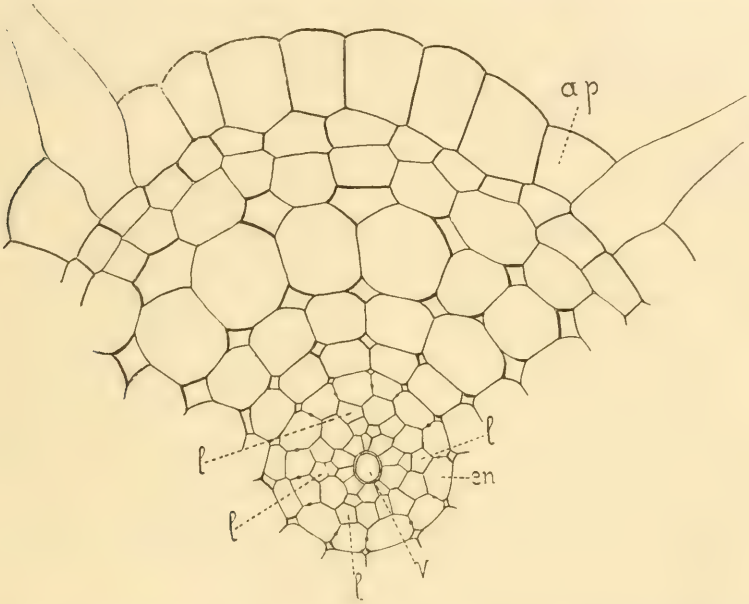


Fig. 58. — *Potamogeton perfoliatus.* — Coupe près du sommet de la racine principale; *ap*, assise pilifère; *en*, endoderme; *l*, liber; *v*, vaisseau axial.

peu épaisses, mais colorées en brun jaunâtre; çà et là elles se prolongent en poils absorbants, dont la longueur peut dépasser le diamètre total de la coupe. Les cellules de cette région sont les plus volumineuses de toutes celles de la section.

La zone corticale externe n'est formée, ici, que de deux couches de cellules. L'assise subéreuse qui est la première, est constituée par de petites cellules, dont les parois latérales sont assez fortement épaissies, les autres le sont beaucoup moins.

Dans la zone corticale interne on compte 4 assises cellulaires dont les éléments se disposent très régulièrement en séries radiales. Les cellules de la première sont presque aussi grandes que celles de l'assise pilifère, puis vont en décroissant de taille jusqu'à celles de l'endoderme dont les faces latérales portent des épaississements très nets. D'une façon générale les méats de l'écorce sont très larges.

Le cylindre central comprend 4 faisceaux libériens très simples, réduits pour ainsi dire chacun à un seul tube criblé de section pentagonale, qui touche l'endoderme; au centre, on trouve un vaisseau de bois, bien lignifié et spiralé. Autour de ce vaisseau existe un cercle de très petites cellules, reliées à l'endoderme par d'autres un peu plus grandes. On voit que le péricycle manque, en face des faisceaux libériens (1). Le diamètre total de la section est d'environ $0^{mm},17$.

Lorsqu'on examine, dans la même région, le cylindre central de la racine de plants un peu plus âgés, il arrive assez souvent que le vaisseau ligneux ne se trouve plus tout à fait dans l'axe même du cylindre central et dans ce cas, sur l'un des côtés de ce vaisseau on peut en apercevoir 1 ou 2 beaucoup plus petits.

Si, maintenant, on regarde une coupe faite près de la base de la racine principale, on voit d'abord que l'assise pilifère disparaît çà et là (et ceci d'ailleurs jusqu'au talon qui peut encore porter quelques poils absorbants), tandis que les cellules de l'assise subéreuse s'agrandissent et s'épaississent davantage. Le parenchyme cortical, plus épais, est dans sa région interne, moins régulier et généralement moins lacuneux que plus près du sommet. L'endoderme présente toujours ses plissements caractéristiques.

La structure du cylindre central est plus compliquée; on retrouve encore les 4 faisceaux libériens, mais plus différenciés; d'autre part, le nombre des faisceaux du bois s'est accru; et accompagnant un vaisseau axial, à section assez large, on trouve d'abord 2, puis plusieurs vaisseaux généralement plus étroits (fig. 59, R).

Le contour des coupes faites au travers du collet (fig. 59, C) n'est plus une circonférence grâce à la présence du talon conique qui marque cette région. Vers la base, elles ont, comme on l'a vu pour les plantes des familles précédentes et même d'une façon encore plus accentuée, l'aspect d'une portion de cercle, portant une dépendance étalée en éventail; et, plus haut, grossièrement celui d'une demi-circonférence, avec le cylindre central placé en position excentrique.

(1) M. Sauvageau a signalé ce fait dans les racines adventives d'un grand nombre d'espèces de *Potamogeton*.

Dans cette région le cylindre central est caractérisé par ce fait que les faisceaux libériens, encore au nombre de 4, tendent, comme la figure 59 permet de le supposer, à se placer sur un arc latéral au bois, en se rapprochant l'un de l'autre, de part et d'autre de celui-ci. Il y a par conséquent une ébauche de symétrie bilatérale. Le bois est formé de 2 ou 3 vaisseaux, bien lignifiés, dont le plus large occupe à peu près l'axe du cylindre

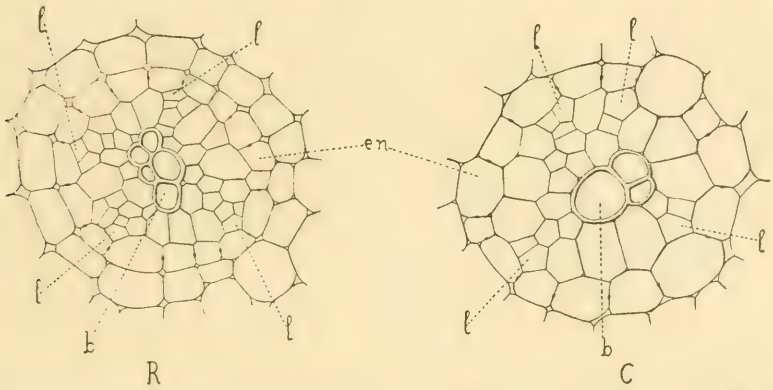


Fig. 59. — *Potamogeton perfoliatus.* — R, coupe près de la base de la racine; *en*, endoderme; *l*, liber; *b*, bois; C, coupe au collet; mêmes lettres.

central. Ici encore, et pour la même raison que dans la racine, le péricycle fait défaut en face du liber.

Axe hypocotylé. — Si on examine des coupes successives, faites dans la moitié inférieure de l'axe hypocotylé, on voit que dans le cylindre central, la tendance du liber à se placer en arc est complètement réalisée. Les figures 60 A et 60 B correspondant, l'une à une coupe faite tout à fait à la base de l'axe hypocotylé, l'autre à une coupe faite environ à mi-hauteur, montrent clairement cette disposition. On voit en effet que d'un côté, les vaisseaux ne sont séparés de l'endoderme que par une assise de 2 à 3 cellules assez grandes, tandis que sur tout le reste de la circonférence les cellules plus petites et plus nombreuses se disposent sur 2 ou 3 assises, dans lesquelles on distingue nettement les faisceaux libériens qui viennent toucher l'endoderme.

D'après cela il semble permis de comparer la structure du cylindre central dans la première moitié de l'axe hypocotylé,

avec celle d'une nervure foliaire, comme nous l'avons vu pour l'axe hypocotylé tout entier, chez les 4 plantes des 2 familles précédentes.

Pour ce qui est du bois, on trouve toujours plusieurs vaisseaux, au moins 2, inégaux, bien lignifiés et accolés les uns aux autres. Le faisceau est assez fréquemment réuni par toute sa surface avec les cellules voisines, mais souvent aussi, il en est

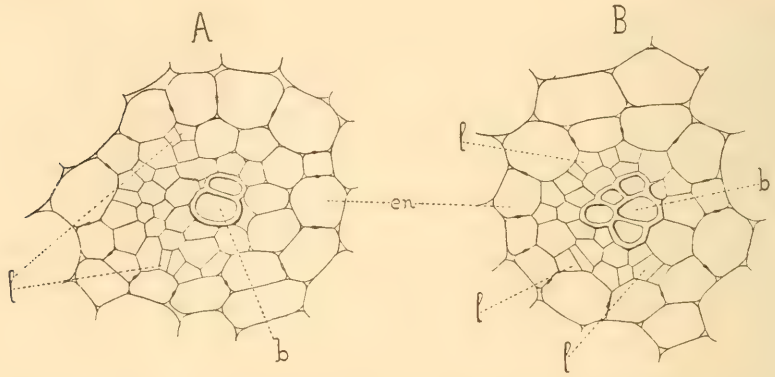


Fig. 60. — *Potamogeton perfoliatus.* — A, coupe à la base de l'axe hypocotylé; *en*, endoderme; *l*, liber; *b*, bois; B, coupe plus haut, mêmes lettres.

séparé, au moins d'un côté, par une lacune plus ou moins étendue.

Le reste de la section, épiderme et écorce, ne présente rien de très particulier. L'épiderme sans stomates est formé de cellules assez grandes et cutinisées extérieurement. L'écorce se compose de cellules arrondies, constituant un parenchyme lacuneux, dont les cellules diminuent de taille et se serrent au voisinage de l'endoderme, sans d'ailleurs se disposer nettement en séries radiales. Les cellules endodermiques sont pourvues de plissements cutinisés latéraux. L'épiderme et l'écorce ont le même aspect sur toute la longueur de l'axe hypocotylé.

Si maintenant on examine des coupes successives, faites dans la moitié supérieure de l'axe hypocotylé, on voit que la symétrie bilatérale du cylindre central est beaucoup moins nette que dans la région précédente, et à mesure que l'on s'élève, elle se masque de plus en plus et même finit par disparaître, parfois

assez rapidement. En général, la structure du cylindre central est la suivante :

Au centre, un faisceau de bois, formé de 3 ou 4 vaisseaux à section arrondie et fort peu accolés les uns aux autres ; le tout entouré d'une lacune grossièrement circulaire, dont les parois s'appliquent çà et là à la surface du faisceau ligneux. Cette

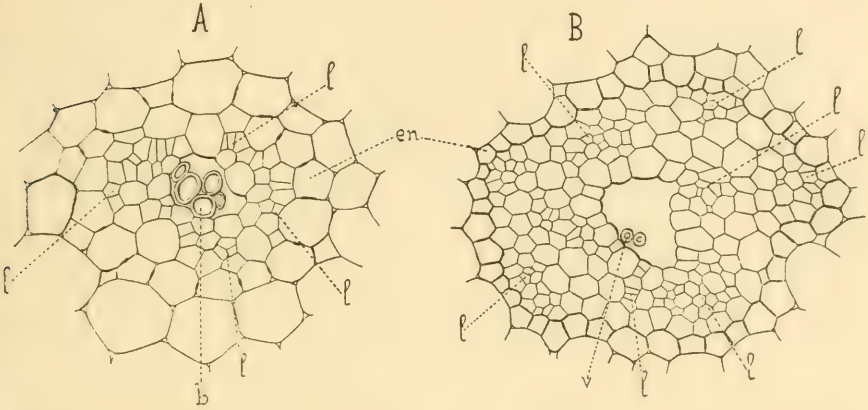


Fig. 61. — *Potamogeton perfoliatus.* — A, coupe au sommet de l'axe hypocotylé ; mêmes lettres que dans la figure 60 ; B, coupe dans un entre-nœud de l'axe épicotylé jeune ; mêmes lettres ; *v*, vaisseaux ligneux.

lacune s'accentue de plus en plus à mesure que l'on s'approche du sommet de l'axe hypocotylé. D'autre part, le liber se dispose en 4 ou 5 faisceaux, les uns touchant l'endoderme, les autres, assez rarement cependant, en paraissant séparés par 1 ou 2 cellules, sinon sur toute leur surface extérieure, au moins sur une partie de celle-ci (fig. 61, A).

Or, si l'on fait une coupe dans un entre-nœud de l'axe épicotylé d'un jeune plant pourvu seulement de quelques feuilles, on voit que dans le cylindre central il existe au centre une grande lacune, dans l'intérieur de laquelle on peut distinguer, accolés aux parois, quelques vaisseaux de bois. Le reste est occupé par un parenchyme assez serré où se trouvent des faisceaux libériens, dont les uns touchent à l'endoderme, alors que d'autres sont placés dans le parenchyme autour de la lacune (fig. 61, B). On pourrait donc expliquer la structure particulière que prend l'axe hypocotylé dans sa moitié supérieure, en admettant qu'un peu avant le nœud cotylédonaire, son cylindre central tende à se

disposer sur le plan de celui des premiers entre-nœuds de l'axe épicotylé ; mais peut-être vaut-il mieux rapprocher cette structure de celle de la nervure du cotylédon.

Cotylédon. — La structure du cotylédon est très simple ; une coupe faite dans la région de la gaine montre un parenchyme lacuneux et assez homogène compris entre deux épidermes cutinisés extérieurement ; les cellules épidermiques externes étant comme d'habitude plus grandes que celles de l'épiderme interne. Il n'existe qu'une seule nervure, placée beaucoup plus près de la face ventrale que de l'autre, et formée de deux vaisseaux, placés dans une lacune, à l'extérieur de laquelle se trouve le liber. La gaine cotylédonaire, ainsi qu'on peut le voir par des coupes successives, est complètement fermée vers sa partie inférieure, mais se fend plus haut.

Si l'on compare à présent la structure des différentes régions du *Potamogeton natans* avec les mêmes régions du *P. perfoliatus*, on trouve entre ces deux espèces d'assez grandes analogies, tout au moins en ce qui concerne la racine principale, le collet et la première moitié de l'axe hypocotylé. Il y a cependant un certain nombre de différences, dont les principales consistent : pour la racine, d'abord dans le nombre parfois plus élevé des faisceaux libériens et des vaisseaux du bois ; puis dans ce fait que les cellules endodermiques présentent assez tôt de forts épaississements en U (1) du côté interne et en face des faisceaux libériens ; pour la région supérieure de l'axe hypocotylé, dans la disposition du liber, dont tous les faisceaux semblent jusqu'au bout toucher à l'endoderme ; enfin, pour le cotylédon, dans la gaine qui est toujours plus longuement et plus largement fendue que chez *Potamogeton perfoliatus*.

NAIADÉES

I. — Récolte des fruits et époques de la germination des graines.

Les fruits du *Naias major* ont été recueillis et mis en expérience à la fin du mois de septembre. Toutes les germinations

(1) M. Sauvageau a signalé et étudié la présence de pareils épaississements dans la racine adventive du *P. natans* : *Structure de la racine des* Naias *et des* Potamogeton (Journ. de Bot., III, 1889).

qui se sont produites provenaient de fruits placés dans l'eau ; aucune n'a eu lieu sur terre humide. Ces fruits, assez lourds, vont au fond dès qu'on les jette dans l'eau. La plupart du temps, lorsqu'ils sont bien mûrs, le péricarpe surmonté des trois styles se sépare très facilement de la graine à la moindre pression ; d'ailleurs au bout de quelque temps d'immersion, cette partie vient presque toujours surnager à la surface.

Les germinations, malgré la quantité relativement grande de fruits récoltés, n'ont pas été très nombreuses, une quinzaine en tout, pour près d'une centaine de fruits. D'une façon générale et dans les mêmes conditions que pour toutes les plantes précédentes, la germination peut commencer en février et se poursuivre jusqu'en juin avec un maximum en avril.

Malgré ce petit nombre de résultats, j'ai pu conserver quelques-uns des jeunes plants jusqu'à l'apparition des 5 ou 6 premières feuilles.

2. — Morphologie externe.

La germination et le développement ayant été bien décrits, comme on l'a vu dans l'historique, je me contenterai d'en indiquer très brièvement les principaux points.

Au début, l'axe hypocotylé, ayant fait saillie à l'extérieur, le cotylédon en s'allongeant soulève le tégument fendu de la graine, lequel peut persister pendant quelque temps à son extrémité (fig. 62, *a*). Au sommet de l'axe hypocotylé, un renflement très visible indique le nœud cotylédonaire, au-dessus duquel on ne tarde pas à voir apparaître la gaine fendue du cotylédon. A la base de l'axe hypocotylé, une région un peu élargie, mais bien moins que chez les Potamots, indique le collet et se couvre de très

Fig. 62. — *Naias major*. — Premières phases de la germination : R, radicule ; *ah*, axe hypocotylé ; *n*, nœud cotylédonaire ; *g*, gaine ; *co*, cotylédon ; 1, première feuille.

longs poils absorbants ; au-dessous, sous forme d'un petit cône, apparaît la racine principale (fig. 62, *c*).

Puis ces différentes régions s'accroissent peu à peu ; la gemmule se développe et l'on voit sortir de la gaine cotylédonaire les deux premières feuilles, qui semblent opposées, mais

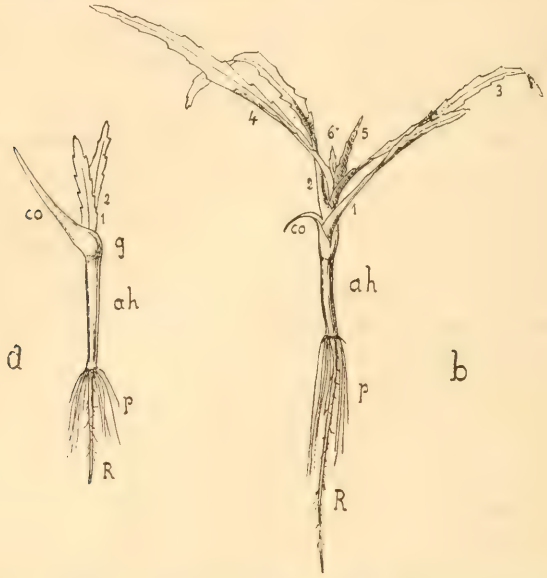


Fig. 63. — *Naias major*. — Plants plus âgés ; mêmes lettres que dans la figure 62 *p*, poils du collet. — Les chiffres indiquent les feuilles successives.

qui en réalité sont séparées par un très court entre-nœud (fig. 63, *a*). Enfin, graduellement la jeune plante prend l'aspect représenté en *b*, fig. 63. On remarque ici, que la racine principale est relativement forte et qu'il n'existe pas encore de racines latérales.

Ayant surtout en vue l'étude anatomique des jeunes individus, je n'ai pas eu besoin d'en poursuivre plus loin le développement.

3. — Morphologie interne.

Racine. — Si on pratique une coupe près du sommet de la racine principale, on voit que l'axe du cylindre central n'est occupé que par un seul vaisseau à paroi non lignifiée, autour duquel se disposent 7 ou 8 cellules rayonnantes.

Au delà, et alternant avec l'endoderme, se trouve un deuxième cercle de cellules dans lequel sont placés 5 ou 6 faisceaux libériens très simples, réduits chacun à un tube criblé, accompagné de quelques petites cellules. Comme le liber touche l'endoderme, la racine principale est dépourvue de péricycle en face des tubes criblés.

L'assise pilifère mise à part, l'écorce se compose, vers l'extérieur de cellules arrondies aux angles, entre lesquelles se trouvent de petits méats triangulaires, et vers l'intérieur de deux assises où les cellules se disposent en séries radiales et laissent entre elles de petits méats losangiques. L'endoderme qui forme la seconde assise présente des plissements sur les faces latérales de ses cellules.

Une coupe pratiquée dans la région moyenne de la racine, montre avec la première les différences suivantes :

Dans le cylindre central, il existe 3 vaisseaux, d'ailleurs non lignifiés et occupant à peu près le centre de la section. Au delà on trouve plusieurs assises de cellules assez irrégulièrement disposées, et enfin, contre l'endoderme un certain nombre de faisceaux libériens toujours très simples.

Dans l'écorce, l'endoderme peut avoir ou non, ses cellules cutinisées sur tout leur pourtour, sauf sur leur face interne ; d'ailleurs les plissements des faces latérales existent toujours.

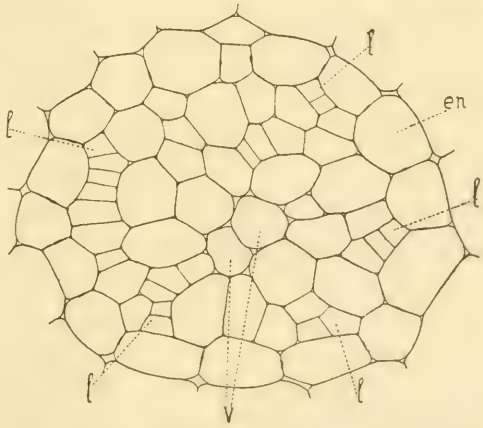


Fig. 64. — *Naias major*. — Coupe dans la région basilaire de la racine ; *en*, endoderme ; *l*, liber ; *v*, vaisseaux non lignifiés.

Enfin, dans les coupes pratiquées, vers la base de la racine, on ne trouve plus que 2 vaisseaux dans le cylindre central (fig. 64).

Une coupe faite à la base de l'axe hypocotylé, dans la région des grands poils absorbants, au collet par conséquent, présente une structure analogue à celle de la racine. Cependant dans le

cylindre central, autour des deux vaisseaux, on remarque une assise de grandes cellules, au delà desquelles se disposent, toujours contre l'endoderme, les faisceaux libériens.

Axe hypocotylé. — Examinons d'abord le cylindre central de cette région.

D'une façon générale, sur toute l'étendue de l'axe hypocotylé, on trouve, dans l'axe même du cylindre central, un seul vaisseau à paroi très légèrement lignifiée. Ce vaisseau est, à

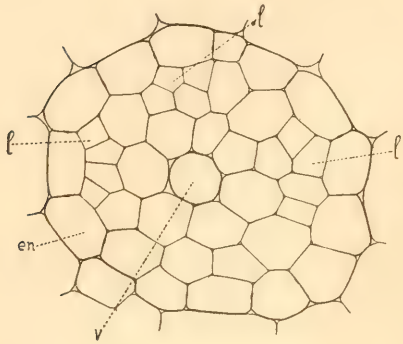


Fig. 65. — *Naias major.* — Coupe à la base de l'axe hypocotylé ; mêmes lettres que dans la figure 64.

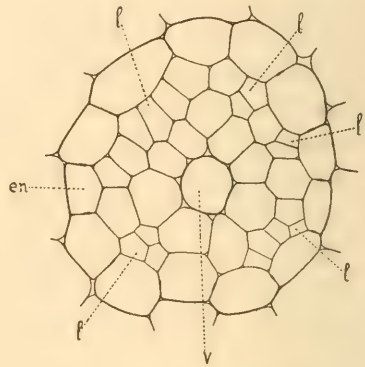


Fig. 66. — *Naias major.* — Coupe dans l'axe hypocotylé un peu plus haut que dans la figure 65; mêmes lettres.

peu près jusqu'aux deux tiers de la hauteur de l'axe hypocotylé, entouré d'un cercle de grandes cellules, assez régulières, au delà duquel se trouve une deuxième assise où se placent les faisceaux libériens; ceux-ci, comme d'habitude, sont situés contre l'endoderme. Au premier abord, on voit nettement que dans un certain nombre de coupes successives, intéressant la moitié inférieure de l'axe hypocotylé, le liber n'est pas disposé en cercle, mais en arc autour du vaisseau central (fig. 65). De plus, alors même que l'arc des faisceaux libériens tend à se fermer (fig. 66), on constate que sur une portion de sa circonférence, le vaisseau n'est séparé de l'endoderme que par une seule épaisseur de cellules (d'ailleurs toujours en petit nombre, une ou deux) alors que du côté opposé il en existe toujours deux (fig. 65 et 66). Le cylindre central présente donc ici une symétrie bilatérale. Dans la racine, il est vrai, les vaisseaux sont souvent un peu excentriques et parfois l'un d'eux n'est séparé

de l'endoderme que par une seule assise formée de une ou deux cellules ; de sorte que si l'on n'avait pas l'aspect représenté figure 65 on pourrait être tenté de considérer la région de l'axe hypocotylé correspondant à la figure 66 comme ayant une structure voisine de celle de la racine.

La symétrie bilatérale est d'ailleurs assez rapidement masquée et vers la partie supérieure de l'axe hypocotylé, le vaisseau axial est complètement entouré d'un système de deux cercles de cellules, dont le second contient les faisceaux libériens.

En dehors du cylindre central, l'axe hypocotylé présente un épiderme et une écorce semblables sur toute son étendue. L'épiderme est formé de cellules un peu hautes, cutinisées extérieurement. L'écorce n'est pas très lacuneuse, ses cellules ne laissent entre elles, la plupart du temps, que des méats triangulaires, et ne se disposent pas en séries radiales dans sa partie profonde ; l'endoderme possède toujours des plissements sur les faces latérales de ses cellules, lesquelles, d'ailleurs, comme dans la racine, peuvent être un peu épaissies sur tout leur contour sauf sur leur face interne.

Cotylédon. — Le cotylédon est constitué par un tissu homogène, formé de cellules aux angles arrondis, un peu plus serrées et plus petites vers la nervure.

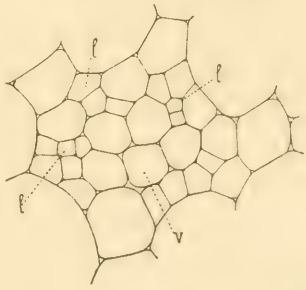


Fig. 67. — *Naias major.* — Nervure du cotylédon. Mêmes lettres que dans la figure 66.

Dans la région de la gaine cette nervure est, comme d'habitude, plus rapprochée de l'épiderme interne que de l'épiderme externe. Celui-ci est formé d'ailleurs de cellules plus grandes que celles de l'autre. Tous deux sont cutinisés. La nervure se compose, vers l'intérieur, d'un vaisseau à paroi très mince et vers l'extérieur de quelques faisceaux libériens disposés en arc et séparés du vaisseau par une assise de cellules arrondies parfois assez grandes (fig. 67). Il y a donc, comme on peut le voir, une certaine analogie entre le faisceau libéroligneux cotylédonaire et la structure du cylindre central dans la moitié inférieure de l'axe hypocotylé.

CONCLUSIONS DE LA SECONDE PARTIE

En résumé, les germinations des plantes étudiées dans ce travail, quoique parfois assez difficiles à obtenir, s'effectuent néanmoins plus aisément que ne le ferait supposer la faculté très développée que possèdent ces plantes de se propager par voie végétative. De l'étude des quelques espèces envisagées ici, on peut tirer les conclusions suivantes :

La racine principale possède un développement moins rapide que l'axe hypocotylé, lequel atteint généralement sa longueur définitive, alors que la racine principale est encore très courte. La taille de celle-ci est souvent fort réduite, parfois nulle. Cette racine n'est jamais ramifiée, même quand elle acquiert une grande longueur.

Le cylindre central, toujours très simple, présente deux cas à considérer. Chez les Butomées et les Alismacées, il comprend un vaisseau central et deux faisceaux libériens diamétralement opposés ; ceux-ci se trouvent réduits fréquemment à un tube criblé, de section pentagonale ou losangique (appuyé contre l'endoderme) et relié au vaisseau central par une petite cellule de forme souvent carrée ou rectangulaire. Il peut cependant arriver que l'un des faisceaux (plus rarement les deux) soit un peu plus compliqué vers la base de la racine. Le vaisseau central est d'ailleurs presque toujours non lignifié, sauf quand la plante s'est développée sur terre humide.

Chez les Naïadacées, le cylindre central est moins simple. Il y a d'habitude plusieurs vaisseaux, cellulosiques chez les Naïadées, et lignifiés chez les Potamées, où le plus volumineux est généralement à peu près central. Le liber est formé d'un plus grand nombre de faisceaux que dans les plantes des deux familles précédentes ; ces faisceaux sont aussi plus compliqués en général ; mais ils possèdent souvent au moins une cellule pentagonale ou losangique représentant un tube criblé et appuyée contre l'endoderme.

Presque partout (sauf chez les Naïadées où il est moins accentué) le collet est caractérisé par un élargissement brusque et un peu irrégulier, de forme tronconique, por-

tant chez toutes les plantes étudiées de très longs poils absorbants.

En ce qui concerne le passage de la racine à l'axe hypocotylé, tout semble se passer comme si une partie du liber de la racine se déplaçait. Chez les Butomées et les Alismacées, il y aurait rotation d'un des faisceaux qui viendrait se fusionner avec l'autre, ou s'accoler plus ou moins à ce dernier (Butome), pour former le faisceau libéroligneux caractéristique de l'axe hypocotylé. Chez les Naïadacées, ce serait un peu différent, le liber se concentrerait en arc ou en croissant sur le côté du bois.

Chez les Butomées et les Alismacées, le cylindre central de l'axe hypocotylé possède une symétrie bilatérale, jusqu'au sommet de cette région, et un aspect très net de nervure foliaire que l'on peut comparer à celle qui parcourt le cotylédon. Le bois, presque toujours lignifié, est représenté sur la plus grande partie de la longueur de l'axe hypocotylé par un vaisseau central parfois un peu excentrique. Le liber, qui est toujours contigu à l'endoderme, est plus compliqué chez les Butomées que chez les Alismacées, sauf peut-être chez la Sagittaire. En tout cas, la forme la plus simple du faisceau libérien est celle d'une cellule pentagonale, analogue à celles que l'on trouve dans la racine, représentant encore un tube criblé placé contre l'endoderme et séparé du bois par une cellule carrée ou rectangulaire. Vers la partie supérieure de l'axe hypocotylé, le nombre des éléments du bois et du liber augmente généralement.

Chez les Naïadacées, la symétrie bilatérale du cylindre central, avec liber en arc autour du bois, ne se remarque bien que dans la moitié inférieure de l'axe hypocotylé. La section du liber donne lieu aux mêmes observations que dans la racine ; quant au bois, il est représenté chez les Potamées par des vaisseaux bien lignifiés et chez les Naïadées par un vaisseau unique, un peu excentrique, à peine lignifié, parfois pas du tout.

Dans toutes les plantes étudiées, l'épiderme de l'axe hypocotylé est dépourvu de stomates.

Le cotylédon est formé d'un parenchyme homogène entouré d'un épiderme cutinisé, et est parcouru par une nervure plus rapprochée de la face interne ou ventrale que de la face externe. Chez les Butomées et les Alismacées, la structure de cette ner-

vure rappelle celle du cylindre central de l'axe hypocotylé ; chez les Naïadacées, la nervure du cotylédon possède une structure qui se rapproche de celle du cylindre central dans la région inférieure de l'axe hypocotylé, là où la symétrie est bilatérale.

En terminant, j'adresse à mon maître, M. Gaston Bonnier, l'expression de ma profonde gratitude pour les précieux conseils et les encouragements qu'il m'a prodigués au cours de ces recherches. J'exprime également à M. Léon Dufour, Directeur adjoint du laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, mes très vifs remerciements pour l'intérêt qu'il a toujours témoigné à mon travail.

RESTAURATION DU GENRE HEXACENTRE

DANS LA FAMILLE NOUVELLE

DES THUNBERGIACÉES

Par Ph. Van TIEGHEM

En 1832, Nees d'Esenbeck a séparé des Thunbergies (*Thunbergia* Retzius), d'une part, d'après la conformation des étamines qui ont, à elles quatre, six éperons à la base des anthères, et d'après l'inflorescence en grappe, trois espèces de l'Inde dont il a fait un genre distinct, sous le nom caractéristique de Hexacentre (*Hexacentris* Nees), d'autre part, aussi d'après une conformation différente des étamines, une quatrième espèce de l'Inde, dont il a fait un autre genre distinct dédié à Meyen, sous le nom de Meyenie (*Meyenia* Nees).

Admis comme tels par Endlicher en 1840 et définis de nouveau par Nees en 1847, dans sa monographie des Acanthacées du Prodrome, ces deux genres ont été totalement supprimés en 1867 par Anderson, qui en a réincorporé directement les espèces dans le genre primitif en les rangeant, à côté d'autres qui étaient pour Nees de vraies Thunbergies, dans une première section, caractérisée par un calice tronqué. En 1876, Bentham et Hooker les ont aussi réintégrés dans le genre Thunbergie, mais en les y conservant du moins comme deux sections distinctes sous les mêmes noms. C'était déjà un commencement de réhabilitation.

En 1883, M. Radlkofer a montré, en effet, que la Meyenie de Hawtayn (*Meyenia Hawtaynii* [Wallich] Nees), type du genre, par la structure de son pollen, dont les grains ont la forme d'une roue dentée à huit dents, avec une fente dans l'exine sur chaque dent, diffère beaucoup de toutes les Thun-

bergies et mérite bien d'en être séparée (1). Aussi M. Lindau a-t-il, d'après ce nouveau caractère différentiel, rétabli le genre Meyenie dans sa revision de la famille des Acanthacées, en 1895 (2).

Quant aux Hexacentres, dont le pollen a été reconnu par M. Radlkofer, semblable à celui des Thunbergies, ils sont restés pour M. Lindau et demeurent encore aujourd'hui incorporés à ce genre comme section distincte. Est-ce à tort ou à raison ? C'est la question qu'on se propose d'examiner ici.

Déjà M. Radlkofer a remarqué, en 1883, que, par la remarquable anomalie de structure de leur tige, dont il a bien compris l'origine, ces plantes se séparent nettement des autres Thunbergies (3).

Plus tard, en 1893, à la suite d'une étude à la fois très étendue et très approfondie de la structure de la tige des Thunbergies et des diverses anomalies qu'on y observe suivant les espèces, M. Roulet a bien vu aussi que, sous ce rapport, les Hexacentres forment dans ce genre un groupe distinct. « Tous les *Thunbergia*, dit-il, qui morphologiquement peuvent se grouper autour du type *Hexacentris* présentent une structure de la tige identique. Ils présentent toujours des îlots-bandes de xylème criblé, formés à la face interne du cambium et disposés dans le bois d'une façon régulière » (4). D'une façon régulière, c'est-à-dire que ces bandes tangentielles sont localisées exclusivement dans les intervalles des faisceaux libéroligneux, où elles vont se superposant en échelle par les progrès de l'âge. Mais il ajoute aussitôt : « Ces caractères, réunis à ceux donnés par la morphologie, suffisent-ils pour séparer complètement ces espèces et rétablir l'ancien genre de Nees? Je ne le pense pas. En effet, il existe trop de passages entre ces anomalies-là et celles présentées par d'autres *Thunbergia* ».

Il n'en reste pas moins établi, par les recherches de ces

(1) Radlkofer, *Ueber den syst. Werth der Pollenbeschaffenheit bei der Acanthaceen* (Sitzungsberichte der Bayer. Academie, 5 mai 1883, p. 256). — *Ein Beitrag zur africanischen Flora* (Abhandl. der naturwiss. Vereine zu Bremen, VIII, p. 369, avril 1883).

(2) Dans Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, IV, 3 *b*, p. 282, fig. 111, H, et p. 293, 1895.

(3) Second mémoire cité, p. 426 et p. 427.

(4) Roulet, *Recherches sur l'anatomie comparée du genre Thunbergia* (Bulletin de l'Herbier Boissier, II, p. 315, 1894).

deux auteurs, et j'ai pu le confirmer par l'étude anatomique de la tige d'un bon nombre d'espèces, que les anomalies de structure de la tige de toutes les autres Thunbergies, variables d'ailleurs suivant les espèces et pouvant aussi faire complètement défaut, diffèrent nettement de celle des Hexacentres. Ce sont, en effet, ou des îlots de bois criblé, disséminés tout autour dans l'anneau du bois secondaire, ou des coins libériens qui en entament la périphérie, ou à la fois de pareils îlots ligneux irréguliers et de pareils coins libériens, ou encore une rupture de l'anneau ligneux par pénétration des coins libériens jusqu'à la moelle.

A ce caractère différentiel fourni par la structure de la tige, que l'on peut, avec M. Radlkofer et M. Roulet, juger insuffisant à lui seul pour rétablir le genre, vient maintenant, comme on va voir, s'en ajouter un autre, plus décisif, tiré de la structure de la feuille, et qui permet de donner à la question posée une réponse affirmative.

Dans les Thunbergiacées, comme dans les Acanthacées restreintes, la feuille ne prend à la stèle de la tige, au nœud, qu'une seule large méristèle en arc, qui se trifurque aussitôt et donne dans le pétiole trois méristèles, une médiane très large et deux latérales très étroites. Chez les Acanthacées restreintes, comme je l'ai montré dans un précédent travail inséré dans ce Recueil (1), la méristèle médiane se comporte de deux manières différentes suivant les genres, tantôt restant tout du long ouverte en arc, tantôt se fermant tout du long en anneau, de manière à simuler une stèle. Dans le premier cas, la plante produit des cystolithes ; dans le second, elle en est dépourvue. En s'ajoutant, ces deux caractères de structure ont permis de séparer les genres de cette nouvelle famille en deux groupes primordiaux ou sous-familles : les Acanthoïdées, où la méristèle médiane du pétiole se ferme en anneau et qui n'ont pas de cystolithes, et les Justicioïdées, où la méristèle médiane du pétiole demeure ouverte en arc et qui ont des cystolithes.

Une fois averti par là de la réelle importance taxinomique de ce caractère, en apparence insignifiant, si l'on étudie aussi à ce

(1) Voir ce volume, p. 22 et p. 23.

point de vue les Thunbergiacées et en particulier les Thunbergies, on retrouve dans ce genre, suivant les espèces, les deux modes de structure du pétiole que l'on vient de distinguer, avec cette différence toutefois que cette famille est, comme on sait, dans tous ses membres dépourvue de cystolithes.

Tantôt, en effet, la méristèle médiane du pétiole se ferme tout du long en anneau et simule une stèle, comme dans les Acanthoïdées : c'est le cas de toutes les espèces du groupe Hexacentre, défini par le calice tronqué, c'est-à-dire non seulement des Hexacentres de Nees, où les fleurs sont en grappe (*H. coccinea*, etc.), mais encore de celles de ses Thunbergies où le calice est tronqué et qui ont ordinairement, comme les autres, les fleurs solitaires (*Th. grandiflora*, etc.).

Tantôt, au contraire, la méristèle médiane du pétiole demeure tout du long ouverte en arc, parfois reployé en fer à cheval : c'est le cas de toutes les autres Thunbergies, en nombre beaucoup plus grand.

Dans le travail cité plus haut, M. Roulet a étudié aussi la structure de la feuille et notamment du pétiole des Thunbergies et n'a pas manqué de voir que la grande méristèle médiane du pétiole y est, suivant les espèces, tantôt ouverte en arc, tantôt fermée en anneau (1). Si l'idée ne lui est pas venue de tirer de cette différence un caractère distinctif pour les Hexacentres, c'est peut-être parce qu'il l'a jugée trop peu importante ; mais c'est surtout, semble-t-il, parce que, dans sa liste des espèces à méristèle médiane fermée en anneau, il a placé, à la suite des cinq espèces d'Hexacentres, savoir : *Th. coccinea*, *laurifolia*, *grandiflora*, *mysorensis* et *Harrisii*, cinq autres espèces qui n'appartiennent pas à ce groupe, savoir : *Th. fragrans*, *tomentosa*, *adenocalyx*, *affinis* et *Vogeliana*. Mais il a lui-même fait observer que, dans ces dernières espèces, la fermeture de l'arc est moins complète et dure aussi moins longtemps que dans les cinq premières. « L'arc libéroligneux, dit-il, y est largement ouvert, alors même que l'endoderme est continu » (p. 353).

De mon côté, j'ai pu m'assurer directement que, dans les deux premières et les deux dernières tout au moins, les maté-

(1) *Loc. cit.*, p. 353 et 354, fig. 67.

riaux m'ayant manqué pour la troisième, si l'arc de la méristèle médiane se reploie davantage, en forme de fer à cheval, il reste néanmoins ouvert. Ces espèces sont donc à classer dans le second groupe et non dans le premier, qui se trouve dès lors ne plus renfermer que des Hexacentres.

Si maintenant l'on ajoute ce nouveau caractère différentiel, tiré de la structure du pétiole, à celui déjà fourni plus haut par la structure de la tige, et tous deux aux caractères morphologiques externes, notamment à l'inflorescence en grappe, au calice tronqué et aux anthères éperonnées, on obtient une somme de différences telle qu'il devient nécessaire, à mon avis, de restituer au groupe Hexacentre la valeur générique que Nees d'Esenbeck lui a attribuée en 1832.

Par cette restauration, venant s'ajouter à celle du genre Meyenie déjà opérée par M. Lindau, la tribu des Thunbergiées, définie comme il a été fait dans le travail précédent (1), se trouve maintenant composée de quatre genres, caractérisés sommairement comme il suit :

THUNBERGIÉES. Pollen	sphérique. Anthère à déhiscence	longitudinale. Pétiole	à arc médian.....	*Thunbergia.*
			à anneau médian.	*Hexacentris.*
		poricide.....		*Pseudocalyx.*
	discoïde, en roue dentée.....			*Meyenia.*

Ainsi rétabli, le genre Hexacentre se trouve défini à la fois, à l'extérieur par l'inflorescence en grappe, le calice tronqué et les anthères éperonnées, à l'intérieur par la structure de la tige, dont le bois secondaire renferme des bandes criblées tangentielles, localisées exclusivement dans les intervalles des faisceaux libéroligneux où elles vont se superposant par les progrès de l'âge, et par la structure du pétiole de la feuille, dont la méristèle médiane est reployée et fermée tout du long en un cylindre qui simule une stèle. Il se compose d'espèces, toutes asiatiques, dont les unes formaient le genre primitif de Nees (*H. coccinea*, *dentata*, *acuminata*), tandis que les autres étaient conservées par lui dans le genre Thunbergie, parce que les fleurs y sont souvent solitaires (*H. grandiflora*, *cordifolia*), motif pour lequel M. Lindau les a placées aussi plus tard dans sa section *Euthunbergia*. Il faut y

(1) Voir ce volume, p. 20.

ajouter quelques espèces postérieurement décrites (*H. laurifolia*, *mysorensis*, *Harrisii*, etc.) et peut-être, d'après M. Radlkofer, les *H. bicolor* (Wight) et *H. smilacifolia* (Kurz).

Quant au genre Thunbergie, désormais restreint et rendu par là plus homogène, il comprend encore trois sortes d'espèces, quelques-unes asiatiques, la plupart africaines, que, d'après la fleur, M. Lindau a groupées en trois sections (1). La plupart ont les fleurs solitaires axillaires : avec stigmate bilobé, c'est la section *Euthunbergia* ; avec stigmate en entonnoir, c'est la section *Thunbergiopsis*. Quelques autres ont les fleurs en grappes axillaires et le stigmate en entonnoir : c'est la section *Pseudohexacentris*.

Les diverses anomalies de structure offertes par la tige de ces Thunbergies, comme il a été dit plus haut, correspondent-elles à ce sectionnement ?

Le travail de M. Roulet permet de faire à cette question une réponse négative. Ainsi, par exemple, le groupe distingué par lui (p. 317), où la tige a son bois secondaire dépourvu d'îlots ligneux criblés, mais muni de coins libériens qui en entament la périphérie, renferme à la fois des espèces à stigmate bilobé, de la section *Euthunbergia*, et des espèces à stigmate infundibuliforme, de la section *Thunbergiopsis*. De même, le groupe où la tige conserve la structure normale (p. 319) comprend des espèces à stigmate bilobé, de la section *Euthunbergia*, et des espèces à stigmate en entonnoir, de la section *Pseudohexacentris*. Le sectionnement d'après la morphologie de la fleur ne coïncide donc pas ici, comme pour les Hexacentres, avec le sectionnement d'après la structure de la tige ; il ne le recouvre pas, et c'est par où le genre Thunbergie restreint conservera désormais son unité.

(1) *Loc. cit.*, p. 291, 1895.

SUR LES

CANAUX A MUCILAGE DES PIPÉRÉES

Par Ph. Van TIEGHEM

Les Pipéracées vraies (1) comprennent, comme on sait, deux groupes de genres formant, l'un, qui a pour type les Poivriers (*Piper* Linné), la tribu des Pipérées, l'autre, qui a pour type les Péperomies (*Peperomia* Ruiz et Pavon), la tribu des Péperomiées. Ces deux tribus offrent déjà de notables différences. Dans les Pipérées, la tige est construite sur le type monostélique, avec une large stèle entourée d'un endoderme fortement différencié et renfermant au moins deux cercles concentriques de faisceaux libéroligneux. Dans les Péperomiées, elle est construite sur le type schizostélique, avec nombreuses méristèles éparses, entourées chacune d'un endoderme particulier. Dans les premières, le pistil a plusieurs carpelles ouverts, terminés par autant de stigmates, et son unique ovule est bitegminé. Dans les secondes, le pistil n'a qu'un seul carpelle fermé et son unique ovule est unitegminé. A ces différences bien connues, il convient maintenant d'en ajouter une nouvelle, qui fait l'objet de la présente Note.

Toutes les Pipéracées sécrètent, comme on sait, une huile

(1) C'est-à-dire à l'exclusion des Saururacées. Considéré d'abord, à juste titre, comme une famille autonome par L. Cl. Richard (1808), Lindley (1835), Endlicher (1840), Brongniart (1843), Decaisne (1855 et 1868), ce groupe a été incorporé depuis aux Pipéracées, comme tribu distincte, par la plupart des auteurs, notamment par M. C. de Candolle, à qui l'on doit la monographie de cette famille dans le *Prodromus* (XVI, I, p. 235, 1869), par Baillon (*Histoire des Plantes*, III, p. 465, 1872), par Bentham et Hooker (*Genera*, III, p. 126, 1883). Il en a été de nouveau et cette fois définitivement, il faut l'espérer, séparé en 1889, par M. Engler (*Nat. Pflanzenfam.*, III, I, p. 1), dont j'ai adopté l'opinion (*Éléments de Botanique*, 4e édition, I, p. 391, 1906).

essentielle dans des cellules isolées, situées dans toutes les régions de la tige et de la feuille, et peu différenciées, c'est-à-dire ayant sensiblement même forme et même grandeur que celles du parenchyme ambiant, mais arrondies et à membrane subérisée ou lignifiée. A ce tissu sécréteur diffus, qui existe seul chez les Pépéromiées, se superpose, chez les Pipérées, un autre système sécréteur, différant du premier à la fois par son origine, sa structure et la nature de son produit, plus fortement différencié aussi et plus étroitement localisé dans la tige et dans la feuille.

Il consiste en un ou plusieurs larges canaux à mucilage, étendus dans toute la longueur de la tige et de la feuille, et provenant chacun de la destruction très précoce d'un cordon de cellules sécrétrices, en un mot d'origine lysigène. Malgré les nombreux et importants travaux auxquels a depuis longtemps donné lieu la remarquable structure de la tige et de la feuille de ces plantes, il est resté longtemps inaperçu. On peut s'en étonner, car il est très apparent et se voit même à l'œil nu sur une coupe transversale de la tige ou du pétiole.

C'est seulement en 1885 que Debray a dessiné, dans la région centrale d'une section transversale de la tige d'un Poivrier (*Piper tiliifolium* Cham. et Schecht. = *P. Zacuapanum* C. de Cand.), une lacune que, dans l'explication de la figure, il désigne comme une « lacune à contenu gommeux » (1). Et c'est tout, il n'en est pas même question dans le texte de son mémoire.

En 1893, M. Schenck a signalé, très brièvement aussi, l'existence et figuré seulement par autant de points noirs la disposition, dans la moelle de la tige d'un Poivrier grimpant du Brésil (*P. fluminense* C. de Cand. = *Artanthe obtusa* Miquel), de « grands canaux sécréteurs lysigènes » dont il ne précise pas autrement la structure, ni le contenu (2).

En 1899, M. Solereder les a observés à son tour dans la tige de cinq autres espèces du même genre (*P. Carpunya*, *khasia-*

(1) Debray, *Étude comparative des caractères anatomiques et du parcours des faisceaux fibrovasculaires des Pipéracées*. Thèse, Paris, 1885, pl. I, fig. 3, et p. 103.

(2) Schenck, *Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen*, II, p. 42 et pl. I, fig. 1, 1893.

num, *nepalense*, *nigrum* et *Zuccarinii*) (1). « Sie finden sich einzeln oder zu mehreren im Marke, sind weitlumig und entstehen zweifellos auf lysigenem Wege. » C'est tout ce qu'il en dit.

Il m'a semblé que cet appareil sécréteur avait été vraiment trop négligé et qu'il méritait davantage d'attirer l'attention des anatomistes. Je l'ai donc étudié dans bon nombre d'espèces non seulement de Poivriers, mais de plusieurs autres genres de Pipérées. Contrairement à l'opinion de M. Solereder, d'après laquelle il n'existerait que dans la tige (2), je l'ai retrouvé tout aussi bien dans la feuille. Enfin, j'ai pu suivre pas à pas le mode de formation de ces canaux dans le très jeune âge de la tige et de la feuille, au sein du bourgeon terminal.

1. *Canaux à mucilage dans la tige.* — Considérons-les d'abord dans la tige des Poivriers (*Piper*) et en premier lieu dans les espèces où ils acquièrent leur plus grand développement, en prenant pour type le P. noir (*P. nigrum*).

Pour en fixer la position, il convient de résumer d'abord la structure d'ensemble, primaire et secondaire, offerte par la tige de cette plante, considérée vers le milieu d'un entre-nœud quelconque.

L'épiderme y est simple, muni çà et là de poils de deux sortes : les uns courts, bicellulaires, à cellule terminale arrondie, sont enfoncés au-dessous de la surface ; les autres longs, unisériés, à cellule terminale pointue, à membrane lignifiée, font saillie au dehors. L'écorce commence par deux ou trois assises à parois minces et cellulosiques. Puis elle différencie de larges et minces bandes fibreuses, qui s'étendent tangentiellement chacune sur trois des faisceaux libéroligneux externes de la stèle, savoir sur un médian plus grand et deux latéraux plus petits ; peu séparées les unes des autres, ces bandes lignifiées forment dans l'écorce externe une couche presque continue, en dehors de laquelle les quelques assises demeurées parenchymateuses renferment aussi des fibres, isolées ou par petits groupes. La zone corticale interne est formée tout entière de cellules à parois minces et cellulosiques. L'endoderme, qui la

(1) Solereder, *Syst. Anatomie der Dicotyledonen*, p. 778 et 779, 1899.
(2) *Loc. cit.*, p. 778.

termine en dedans, est onduleux et a ses cellules munies de cadres lignifiés au voisinage de la face interne, ce qui le rend très net.

La stèle est large, à contour également onduleux, et possède deux cercles de faisceaux libéroligneux. Dans le cercle externe, les faisceaux, séparés par de larges rayons, sont de deux grandeurs, qui alternent, de manière qu'entre deux plus grands et plus proéminents, on en trouve régulièrement deux plus petits et moins saillants. Au niveau considéré, la tige étudiée en avait, par exemple, dix grands et vingt petits. En dehors d'eux, c'est-à-dire entre leurs tubes criblés les plus externes et l'endoderme, le péricycle a deux à quatre assises de cellules plus étroites que celles de l'endoderme, et qui plus tard se différencient en un petit arc de fibres lignifiées. En dedans d'eux, c'est-à-dire autour de leurs vaisseaux les plus internes, la moelle se différencie sur une certaine épaisseur en un arc fibreux. Entre eux, chaque rayon fait de même sur une épaisseur égale, ne laissant à parois minces et cellulosiques, que l'assise conjonctive la plus externe, qui rejoint entre eux, sous l'endoderme, les arcs péricycliques superposés aux faisceaux.

Ensemble ces deux sortes d'arcs fibreux, les uns médullaires concaves, les autres radiaux convexes en dehors, forment une couche onduleuse continue, bordant le cercle externe des faisceaux libéroligneux et le séparant du reste de la stèle. En dedans de cette couche fibreuse et jusqu'au centre, la moelle demeure parenchymateuse et renferme un second cercle de faisceaux libéroligneux, au nombre de six dans le rameau étudié et au niveau considéré, séparés aussi par de larges rayons, orientés comme les externes, mais tous de même dimension et plus grands que les plus grands des externes. Chacun d'eux a, en dehors de son liber et dépassé par lui de chaque côté, un faisceau fibreux et, en dedans de son bois, un arc fibreux plus large, tous deux différenciés dans la moelle voisine.

Plus tard, mais seulement à une grande distance du sommet de la tige, il se fait dans chacun des faisceaux libéroligneux, tant internes qu'externes, entre le liber et le bois primaires, un arc générateur produisant du liber secondaire en dehors, du bois secondaire en dedans. Dans le cercle interne, ces arcs

demeurent localisés dans les faisceaux, qui s'accroissent peu. Dans le cercle externe, ils s'unissent tous bout à bout latéralement, à travers les larges rayons qui les séparent, par l'intermédiaire des arcs péricycliques demeurés à parois minces et cellulosiques dont il a été question plus haut, et il se constitue ainsi une assise génératrice continue, produisant un pachyte annulaire. Toutefois, dans ce pachyte, le liber secondaire ne produit de tubes criblés et le bois secondaire ne forme de vaisseaux qu'à l'intérieur des faisceaux primaires. Dans leurs intervalles, le bois secondaire se compose uniquement de fibres lignifiées disposées en séries radiales et en assises concentriques; pendant longtemps il ne s'y forme même pas de liber secondaire; les arcs générateurs des rayons ne cloisonnent leurs cellules que vers l'intérieur, en demeurant en contact avec l'endoderme. C'est très tardivement qu'ils produisent aussi vers l'extérieur quelques assises de segments, bientôt tous différenciés en fibres lignifiées et réunissant alors en une couche fibreuse continue les arcs fibreux péricycliques jusque-là séparés.

Telle est la manière ordinaire et normale dont les arcs générateurs intrafasciculaires se réunissent en une assise génératrice continue à travers les rayons, pour produire le pachyte annulaire périphérique. Elle subit toutefois dans quelques espèces, comme le P. macrophylle (*P. macrophyllum*), le P. magnifique (*P. magnificum*), le P. rotondifolié (*P. rotundifolium*), le P. tiliifolié (*P. tiliifolium*), etc., une modification singulière, dont il faut être averti si l'on veut éviter une erreur dans l'étude de l'endoderme.

Dans la tige de ces plantes, les rayons conservent bien encore minces et cellulosiques les membranes des cellules de leur assise externe de chaque côté, le long des deux faisceaux voisins; mais, au milieu de leur épaisseur, les fibres y touchent directement l'endoderme et l'assise vivante y fait défaut, ce qui rend impossible plus tard de la façon ordinaire la fusion des arcs générateurs. Cette fusion s'opère alors, le moment venu, d'une autre manière. Ce sont les cellules de l'endoderme superposées à la région médiane totalement lignifiée du rayon, qui s'accroissent radialement, prennent des

cloisons tangentielles, en un mot forment un arc générateur, qui comble l'intervalle. En sorte qu'ici l'assise génératrice du pachyte annulaire se compose de trois sortes d'arcs, situés, les premiers entre le liber et le bois primaires, les seconds dans le péricycle, les troisièmes dans l'endoderme. Au lieu d'être tout entier d'origine stélique, comme d'ordinaire, le pachyte est donc ici d'origine mixte, à la fois stélique et corticale. C'est, à ma connaissance, le premier exemple d'une pareille disposition.

Chose remarquable, elle est annoncée déjà dans la structure primaire de la tige, bien avant l'apparition du pachyte. En effet, pour pouvoir plus tard s'accroître radialement et se cloisonner tangentiellement, les cellules endodermiques situées contre les fibres en face de la région médiane du rayon ne prennent pas de cadres lignifiés. De sorte que l'endoderme, présent tout autour des salllies de la stèle, en dehors et sur les flancs des faisceaux libéroligneux, paraît manquer au fond des creux, vis-à-vis des rayons. Il y a là une erreur à éviter. C'est une telle disposition qui explique que M. Solereder ait pu dire que, dans la tige du *P. Carpunya*, l'endoderme n'est développé qu'en dehors des faisceaux libéroligneux (1).

C'est dans la stèle ainsi constituée que sont situés de bonne heure et que se retrouvent indéfiniment les canaux à mucilage. Il y en a un, plus large que tous les autres, au centre même de la moelle. Les autres, au nombre de six dans la tige étudiée et au niveau considéré, sont disposés en un cercle dans la zone médullaire comprise entre le cercle des faisceaux libéroligneux internes et la couche fibreuse ondulée. Ils y alternent avec les faisceaux internes, en même temps qu'ils sont situés chacun dans un lobe de la moelle séparant les plus grands des faisceaux externes.

Axile ou périphériques, ils sont pleins d'un mucilage incolore et bordés par des cellules plus petites que les cellules ordinaires de la moelle, les unes aplaties tangentiellement, les autres, au contraire, plus ou moins saillantes dans la cavité en forme de papilles, résultant toutes d'un recloisonnement local des cellules médullaires qui entourent le canal. Elles sont la plupart,

(1) *Loc. cit.*, p. 781, 1899.

surtout les saillantes, en voie de gélification et de destruction, mais semblent pouvoir être remplacées à mesure par le recloisonnement tangentiel des cellules externes. Il y en a une quarantaine, par exemple, autour du canal axile plus large, une vingtaine seulement autour de chacun des canaux périphériques plus étroits.

L'ensemble des canaux ainsi disposés et conformés constitue un système sécréteur gommifère profondément différencié, symétrique par rapport à l'axe de la tige, comme la stèle elle-même dont il fait partie, et très apparent puisqu'il est visible à l'œil nu sur les coupes. Il s'étend sans discontinuité dans toute la longueur des entre-nœuds. A chaque nœud, au contraire, les canaux cessent brusquement, pour reparaître aussitôt, avec leur disposition et leurs caractères primitifs, à la base de l'entre-nœud suivant.

Dans sa revision des Pipéracées, publiée en 1889, M. Engler a donné une coupe transversale de la tige de ce même Poivrier noir (1). Les canaux sécréteurs à mucilage n'y sont pas représentés. De plus, l'endoderme, pourtant si net, n'y est pas figuré, de sorte que les faisceaux du cercle externe, situés en dehors de la couche fibreuse ondulée, paraissent appartenir à l'écorce plutôt qu'à la stèle.

La même disposition des canaux à mucilage se retrouve dans la tige de plusieurs autres espèces de Poivriers. C'est elle, notamment, que M. Schenck a figurée, en 1893, comme il a été dit plus haut (p. 118), dans le *P. fluminense*, où la moelle de la tige renferme aussi un canal axile et un cercle de canaux périphériques. Il y a seulement cette différence que, dans cette espèce où la tige devient plus tard anomale (2), les canaux périphériques alternent avec autant de petits faisceaux libéroligneux formant dans la moelle un second cercle en dehors du premier. Je l'ai rencontrée aussi dans le genre Chavice (*Chavica* Miquel), en particulier chez le Ch. peepuloïde (*Ch. peepuloides*), où les canaux périphériques alternent également avec les faisceaux d'un second cercle médullaire.

Le Poivrier Bétel (*P. Betle*) et le P. Futokadsure (*P. Futo-*

(1) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 1, p. 5, fig. 5, 1889.
(2) Schenck, *Loc. cit.*, p. 43, pl. I, fig. 2, 3 et 4, 1893.

kadsura) ont aussi dans la tige, outre le canal axile, des canaux à mucilage situés en dehors du cercle des faisceaux internes, unique ici comme d'ordinaire. Mais le cercle qu'ils forment est incomplet. Dans la première espèce, il n'y en a que trois, deux rapprochés d'un côté et le troisième du côté opposé. Dans la seconde, il n'y en a d'ordinaire que deux rapprochés, parfois un seul excentrique.

Par cette réduction progressive, ces deux espèces font transition vers celles, beaucoup plus nombreuses, où la disposition de l'appareil offre sa plus grande simplicité.

Chez bon nombre de Poivriers, en effet, les canaux médullaires périphériques font entièrement défaut. Le canal médullaire axile y existe seul, tout pareil d'ailleurs à ce qu'il est dans la première disposition, continu aussi dans les entre-nœuds, mais également interrompu aux nœuds. Il en est ainsi notamment : avec un seul cercle de faisceaux médullaires, dans le P. Cubèbe (*P. Cubeba*), le P. allongé (*P. elongatum*), le P. de Clusius (*P. Clusii*), le P. porphyrophylle (*P. porphyrophyllum*), etc. ; avec deux cercles de faisceaux médullaires, dans le P. tiliifolié (*P. tiliifolium*), le P. macrophylle (*P. macrophyllum*), le P. rotondifolié (*P. rotundifolium*), etc. Il en est de même dans le genre Chavice, avec un seul cercle de faisceaux médullaires, chez le Ch. de Blume (*Ch. Blumei*) et le Ch. sphérostache (*Ch. sphærostachya*), et dans le genre Heckérie (*Heckeria* Kunth), avec deux cercles de faisceaux médullaires, chez l'H. ombellée (*H. umbellata*) et l'H. peltée (*H. peltata*).

Bon nombre d'autres Poivriers ont, au contraire, leur tige complètement dépourvue de canaux à mucilage, bien que la stèle y soit conformée comme dans les précédents. Je n'en ai pas trouvé trace notamment dans les *P. angustifolium*, *blattarum*, *concinnum*, *lætum*, *magnificum*, *officinarum*, *parthenium*, *racemosum*, *rugosum*, *sphærostachyum*, etc. Je n'en ai pas observé non plus dans le *P. Carpunya*, bien que cette espèce figure parmi les cinq qui, d'après M. Solereder, en sont pourvues, comme il a été dit plus haut (p. 118). Même absence de canaux à mucilage dans le genre *Macropiper* Miquel (*M. excelsum*, *latifolium*, *guahamense*), dans le genre *Nematanthera* Miquel (*N. guyanensis*) et dans le genre *Zippelia* Miquel (*Z. lappacea*).

trois genres où la tige a pourtant sa large stèle conformée comme dans les Poivriers, les Chavices et les Heckéries.

Il n'y a pas non plus de canaux à mucilage dans la tige des Verhuellies (*Verhuellia* Miquel). Mais ici il ne saurait y en avoir, puisque ces canaux appartiennent à la moelle et que, dans ce genre, la stèle est, comme on sait, très étroite, très réduite et, en conséquence, dépourvue de moelle. De même qu'il ne peut pas y en avoir dans les Péperomies, où la tige est schizostélique et, par conséquent, sans moelle.

2. *Canaux à mucilage dans la feuille.* — Considérons maintenant la feuille de ces plantes, en reprenant d'abord notre premier exemple, le Poivrier noir.

Vers le milieu de sa longueur, le pétiole offre dans son écorce neuf faisceaux libéroligneux, disposés en un arc largement ouvert en haut, le médian inférieur plus grand, les autres décroissant de chaque côté à partir du médian. Sur la face inférieure convexe et en dehors de l'arc, quatre autres faisceaux plus petits alternent avec les cinq faisceaux médians, ce qui porte à treize le nombre total. Aucun des faisceaux n'a d'arc fibreux, ni au-dessous du liber, ni au-dessus du bois.

C'est sur la face supérieure concave de l'arc ainsi constitué, dans le parenchyme correspondant à la moelle de la tige, que sont situés les canaux à mucilage. Il y en a trois en bas, côte à côte, superposés au faisceau médian et à ses deux voisins. Il y en a deux autres en haut, un de chaque côté, superposés aux deux faisceaux extrêmes de l'arc. Cinq en tout, formant ensemble un arc au-dessus de l'arc des faisceaux.

Considéré à sa base, à son insertion même sur la tige, où il n'offre que neuf faisceaux, parce qu'il n'y en a encore que sept dans l'arc et deux petits en bas en dehors de l'arc, le pétiole se montre dépourvu de canaux à mucilage. Mais déjà très près de la base, il en acquiert, d'abord un au-dessus du faisceau médian, puis deux de chaque côté du premier, et bientôt après un autre plus loin de chaque côté, en superposition avec le faisceau supérieur de l'arc. Les canaux du pétiole ne sont donc pas continus avec ceux de la tige, qui, comme on l'a vu plus haut, cessent au nœud.

Si l'on remonte maintenant dans le pétiole, on voit que, vers la base du limbe, les deux canaux extrêmes s'arrêtent d'abord, puis les deux voisins du canal médian, lequel persiste et passe seul dans la côte médiane du limbe. On l'y retrouve, progressivement rétréci, d'abord au milieu, puis aux trois quarts de la longueur et jusque vers l'extrémité. Il y est superposé d'abord à la médiane des trois méristèles de la côte, plus loin à la méristèle unique qui forme la nervure médiane.

L'appareil sécréteur du mucilage s'étend donc dans toute la longueur de la feuille, depuis la base du pétiole jusque vers le sommet du limbe, mais y demeure localisé dans le parenchyme supérieur du pétiole et de la nervure médiane.

Dans les espèces de Poivriers, de Chavices et d'Heckéries où la tige ne possède dans sa moelle qu'un seul canal axile, comme il a été dit plus haut, le pétiole n'a aussi dans son parenchyme supérieur qu'un seul canal, superposé au faisceau libéroligneux médian de l'arc, qui se prolonge en s'amincissant jusque plus ou moins loin dans la côte médiane du limbe. Ce canal cesse brusquement à la base, sans s'établir en continuité avec le canal axile de la tige, qui, lui aussi, s'arrête brusquement au nœud, comme on l'a vu.

Enfin, les Poivriers nommés plus haut qui n'ont pas de canaux à mucilage dans la tige n'en ont pas non plus dans la feuille, et il en est de même, pour toutes les espèces, semble-t-il, dans les petits genres *Macropiper*, *Nematanthera* et *Zippelia*.

3. *Mode de formation des canaux à mucilage.* — C'est dans la tige très jeune et dans la feuille très jeune, c'est-à-dire au sein même du bourgeon, qu'il faut chercher l'origine des canaux à mucilage, qui sont très précoces.

Dans la tige, par exemple, autour de la cellule centrale de la moelle, pareille aux autres, la membrane s'épaissit d'abord très fortement dans les angles et devient collenchymateuse; puis les épaississements se rejoignent sur les faces en une couche continue, qui se gélifie bientôt en isolant la cellule centrale. Celle-ci se résorbe ensuite peu à peu, laissant à sa place une petite lacune pleine de mucilage. Le même épaississement, d'abord localisé dans les angles, puis continu tout autour et suivi de

gélification, s'opère ensuite dans les membranes qui séparent les cellules de bordure de la lacune entre elles et des cellules plus externes; ces cellules de bordure se trouvent ainsi d'abord dissociées, puis résorbées et la lacune s'en trouve agrandie d'autant. Le même phénomène se répétant sur les nouvelles cellules de bordure, la lacune axile atteint progressivement son diamètre définitif.

C'est de la même manière que naissent et s'élargissent les canaux médullaires périphériques, quand la tige en possède. C'est aussi de cette façon que se forment les canaux, multiples ou solitaires, du pétiole et de la côte médiane de la feuille.

Caulinaire ou foliaire, le canal à mucilage résulte donc ici de la destruction progressive et centrifuge d'un cordon de cellules médullaires, destruction qui commence par l'épaississement et la gélification des membranes cellulosiques, amenant la dissociation des cellules condamnées. En un mot, son origine est lysigène, comme l'ont bien reconnu déjà M. Schenck et M. Solereder.

De telles lacunes cylindriques, provenant de la gélification et de la destruction très précoces d'autant de cordons cylindriques de cellules différenciées, doivent être distinguées avec soin de ce qu'on nomme les *canaux sécréteurs*, si répandus, comme on sait, dans les plantes les plus diverses. Ceux-ci sont, en effet, composés d'une assise de cellules sécrétrices très différenciées et indéfiniment persistantes, entourant une lacune issue de leur simple dissociation et dans laquelle elles déversent leurs produits.

4. *Conclusion.* — Aux diverses propriétés bien connues, aromatiques, stimulantes et irritantes, que confère à toutes les Pipéracées l'huile essentielle qu'elles sécrètent dans des cellules isolées, viennent donc s'ajouter, chez les Pipérées, des propriétés très différentes et pour ainsi dire opposées, adoucissantes et émollientes, inaperçues ou négligées jusqu'à présent. Elles sont dues au mucilage que la tige et la feuille de bon nombre de ces plantes produisent abondamment dans le système de larges canaux lysigènes qui a fait l'objet de la présente Note.

REMARQUE SUR L'ORIENTATION DE L'EMBRYON DES CAPRIFOLIACÉES

Par PH. VAN TIEGHEM

L'orientation de l'embryon dans le fruit est déterminée, comme on sait, par deux conditions, d'abord par la direction du plan de symétrie de la graine par rapport au plan médian du carpelle auquel elle appartient, ensuite par la direction du plan médian de l'embryon par rapport au plan de symétrie de la graine qui le renferme. Si donc l'un ou l'autre de ces deux éléments vient à changer séparément, elle subira une modification corrélative ; mais s'ils changent tous les deux en même temps et en sens inverse, de manière à compenser leurs effets, elle demeurera telle quelle, de sorte que, si l'on s'en rapporte à elle seule, on pourra croire qu'aucun chargement ne s'est opéré. De là, une erreur à éviter ou à corriger.

Ce second cas se présente chez les Labiées et les Boragacées, comme on l'a vu dans un travail inséré récemment dans ce Recueil (V, p. 331, 1907). On l'observe aussi, comme on va voir, si l'on compare sous ce rapport aux Rubiacées la famille réputée très voisine des Caprifoliacées.

Dans l'un et l'autre groupe, en effet, toutes les fois que le fruit a ses loges uniséminées, le plan médian de l'embryon y est radial. Mais, chez les Rubiacées, cela vient de ce que la graine, procédant d'un ovule anatrope ascendant à raphé interne ou pendant à raphé externe, épinaste par conséquent, a son plan de symétrie radial, avec un embryon incombant. Tandis que, chez les Caprifoliacées, cela résulte de ce que la graine, provenant d'un ovule anatrope pendant à raphé latéral, exonaste par conséquent, a son plan de symétrie tangentiel, avec un embryon accombant. Il en est ainsi non seulement dans la drupe à trois noyaux des Sureaux (*Sambucus*), à deux noyaux des Symphorines (*Symphoricarpus*), à un seul noyau des Viornes (*Viburnum*), mais encore dans la baie des Chèvrefeuilles (*Lonicera*) et dans la capsule des Diervilles (*Diervilla*). Tant qu'on ne s'était pas rendu compte de ce double changement de direction, par où ces divers genres diffèrent nettement des Rubiacées, portant l'un sur la graine dans le fruit, l'autre sur l'embryon dans la graine, on était conduit à admettre que les choses s'y passent comme chez les Rubiacées et que l'embryon y est aussi incombant, erreur maintenant corrigée.

L'intérêt de cette remarque n'est pas seulement dans cette rectification. Il en résulte, en effet, que, par la direction tangentielle du plan de symétrie de la graine dans le fruit et par l'acombance de l'embryon dans la graine, les Caprifoliacées se montrent plus éloignées des Rubiacées qu'il n'est généralement admis.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS — VIe ARR.

FLORE GÉNÉRALE

DE L'INDO-CHINE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

H. LECOMTE
Professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Paris

L'ouvrage formera environ 7 volumes gr. in-18 de chacun 500 pages, illustrés de figures dans le texte et de 150 planches hors texte en lithographie, la plupart doubles.

VIENT DE PARAITRE :

TOME VI. — Fascicule I

Hydrocharitacées, Burmanniacées, Zingibéracées, Marantacées

Par F. GAGNEPAIN

1 vol. grand in-8, de 128 pages, avec 13 figures et 3 planches hors texte..... 9 fr.

Vient de paraître :

Galles de Cynipides

RECUEIL DE FIGURES ORIGINALES

EXÉCUTÉES SOUS LA DIRECTION

Du Dr JULES GIRAUD

AVEC UN TEXTE

Par G. DARBOUX et C. HOUARD

1 vol. grand in-4, avec 15 magnifiques planches hors texte en couleurs et 3 planches en noir..... 30 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Structure du pistil et de l'ovule, du fruit et de la graine des Acanthacées. Dédoublement de cette famille, par Ph. Van Tieghem 1

Recherches sur les plantes aquatiques, par L. François 25

Restauration du genre Hexacentre dans la famille nouvelle des Thunbergiacées, par Ph. Van Tieghem 111

Sur les canaux à mucilage des Pipérées, par Ph. Van Tieghem ... 117

Remarque sur l'orientation de l'embryon des Caprifoliacées, par Ph. Van Tieghem 128

TABLE DES PLANCHES ET FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Figures dans le texte 1 à 67. — Forme et structure des plantes aquatiques.

1643-08. — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VII. — Nos 3 à 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1908

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juillet 1908
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VII de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies, 30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR LA

CLASSIFICATION DES GENÊTS ET DES CYTISES

Par François PELLEGRIN

INTRODUCTION

Les caractères tirés de la morphologie extérieure des végétaux sont en général à la fois suffisamment variés et constants pour permettre d'établir une classification naturelle de ces végétaux, de déterminer leurs affinités et d'arriver ainsi à la distinction de différents genres et de différentes espèces. Malheureusement, si judicieux que soit le choix de ces caractères externes, il se trouve de nombreux cas où l'on arrive presque forcément à des conclusions contradictoires, à des systèmes confus et inexacts. Cette constatation conduit donc nécessairement à chercher ailleurs, jusqu'au cœur même de la plante, des bases plus solides et moins variables de classification.

Ainsi, sans accorder de prépondérance absolue à la morphologie interne, on l'admettra cependant dans une mesure au moins égale à la morphologie externe, et l'on complétera les unes par les autres des données qui, prises séparément, seraient insuffisantes.

Pour ma part, je me suis efforcé d'appliquer cette méthode à une question particulière. Il y avait lieu de s'adresser de préférence à un groupe où la classification, établie seulement sur des caractères externes, était encore confuse, pour faire ressortir davantage le profit que l'on peut tirer de l'anatomie.

L'origine de ce Mémoire est une note de M. Van Tieghem, dans le *Journal de Botanique*, sur un petit groupe de *Légumineuses* appartenant à la grande sous-famille des *Papilionacées* : les *Spartiées*, qui se distinguent, dans la tribu des *Génistées* de

Bentham, par leur androcée formé de dix étamines soudées par les filets en un tube entièrement clos. Je me suis donc proposé d'appliquer les données de la morphologie interne à la classification naturelle de la sous-tribu des *Spartiées*, et, particulièrement, des deux vastes genres *Genista* et *Cytisus*.

C'est au laboratoire d'Organographie et de Physiologie du Muséum national d'histoire naturelle que j'ai pu, durant près de trois années, poursuivre ces recherches, puisant mes échantillons dans les richesses uniques du vaste Herbier du Muséum, qui possède tant de types originaux.

Enfin, c'est avec un plaisir bien sincère, que j'adresse, à la fin de cette introduction, mes plus vifs remerciements et l'assurance de ma profonde reconnaissance à tous ceux qui ont bien voulu m'aider ou m'encourager dans l'accomplissement de ce travail; à mon excellent maître, M. le Professeur Van Tieghem, qui a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire, m'a engagé à choisir le sujet de ce Mémoire et n'a cessé de me prodiguer les marques de sa bienveillance; à M. Morot, Assistant au Muséum, directeur du *Journal de Botanique*, dont l'expérience m'a été une précieuse ressource au cours de cette étude et que j'ai toujours trouvé prêt à m'éclairer de ses conseils; à M. Viguier, Préparateur, dont l'inlassable complaisance ne s'est pas démentie un seul instant; à M. Bonard, Préparateur, auquel je dois certaines indications pour la confection des dessins originaux que j'ai exécutés pour l'illustration de ce travail.

M. le Professeur Lecomte a mis très obligeamment à ma disposition les plantes de l'Herbier du Muséum, MM. Bonnet et Poisson, Assistants, ont grandement facilité mes recherches, ainsi que M. Danguy, Préparateur. M. le Professeur Ed. Perrier, directeur du Muséum, m'a, à plusieurs reprises, témoigné de sa sympathie. A tous je tiens à exprimer ma gratitude.

J'ai adopté le plan suivant dans la rédaction de ce travail :

PREMIÈRE PARTIE

Chapitre I. — *Historique.*

Chapitre II. — *Caractères de classification et affinités.*

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I. — *Étude générale des genres de Génistées-Spartiées.*
CHAPITRE II. — *Étude particulière du genre* Genista.
CHAPITRE III. — *Étude particulière du genre* Cytisus.
Résumé général.
Conclusions.
Table des matières.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

1. — Morphologie externe.

Répandus surtout dans la région méditérranéenne, c'est-à-dire au cœur même du monde connu des Anciens, les Genêts et les Cytises, végétaux de dimensions appréciables et susceptibles de certaines applications pratiques, n'avaient pas échappé aux observations des premiers naturalistes. C'est ainsi que Pline cite les *Genista* comme pouvant servir à faire des liens, et Dioscoride, d'après Césalpin (1), les appelle Σπαρτον. Quant aux *Cytisus*, les Anciens semblent désigner sous ce nom une plante, bonne fourragère, d'un autre groupe, qui, pour Loiseleur (2), devait être le *Medicago arborea*.

Il n'y a rien à signaler de particulier pendant le Moyen Age, époque durant laquelle les études botaniques furent très délaissées.

En arrivant aux temps modernes, c'est Pitton de Tournefort (3) qui le premier aborde la question si difficile d'une classification des *Génistées* : il les divise d'après le port en genres à feuilles simples alternes ou verticillées (ce sont les *Genista*, *Spartium*, *Genista-Spartium*, *Erinacea*, *Genistella*) et genres dont les feuilles ont trois folioles (*Cytisus*) : mais il est forcé de faire une section spéciale pour le *Cytisus scoparius*, nommé *Cytiso-Genista* à cause de ses feuilles, les unes simples, les autres trifoliolées. Plus tard de Candolle (4) reproche à ces divisions de n'être que faiblement d'accord avec le port et de ne s'appuyer sur aucun caractère de la fructification.

(1) Césalpin, *De plantis libri*, liv. III, chap. xxxv, p. 115 ; 1583.
(2) Loiseleur, *Dictionnaire des Sciences naturelles*, article Genêts, 1816.
(3) Tournefort, *Institutiones rei herbariæ*, t. I, p. 643, édition de 1717-1719.
(4) A.-P. de Candolle, *Mémoires sur les Légumineuses*, VI, p. 204; 1825.

Linné (1), dans le *Genera plantarum*, réduit ces genres à trois : *Genista*, *Spartium*, *Cytisus*. Son genre *Genista* comprend les *Spartium*, *Genistella* et une partie des *Genista* et *Genista-Spartium* de Tournefort ; le reste de ces deux genres, avec une partie des *Cytisus*, forme son genre *Spartium*. En outre, il ajoute à la nomenclature, à côté des *Cytisus*, le genre *Ulex*, et classe le tout dans la *Diadelphia decandria*. Malheureusement il laisse passer de graves inexactitudes dans les diagnoses de ces genres. Il attribue aux *Spartium*, pour les distinguer des Genêts, un calice coloré, spathacé, oblique, unilabié, dont la lèvre se termine par cinq petites dents, et une carène formée de deux pétales non soudés, tous ces caractères n'étant vrais que pour le seul *Spartium junceum* sur lequel il fonda son genre. Quant aux *Cytisus* et *Ulex*, il se méprend en déclarant leurs étamines diadelphes, ce qui est faux, sauf pour les *Cajanus* qu'il range dans le premier de ces genres. En outre, dans son *Species plantarum* (2), il éloigne sans raison les Genêts des Cytises, probablement, comme le fait observer Lamarck (3), pour empêcher qu'on ne les compare l'un à l'autre et que le lecteur ne soit frappé de ce qu'il y avait d'artificiel dans leur circonscription.

Tandis que Willdenow (4) et Sprengel (5) adoptent le système de Linné, Lamarck (6) et A.-L. de Jussieu (7) réunissent les *Genista* et *Spartium* en un seul genre sous le nom de *Genista* et laissent intacts les genres *Cytisus* et *Ulex*. Il distinguent les Genêts des Cytises par les feuilles uni ou trifoliolées et par la carène qui laisse à découvert des étamines monadelphes chez les premiers, ou qui contient des étamines diadelphes chez les seconds.

De Candolle (8), dans ses *Mémoires sur les Légumineuses*, reprend cette manière de voir, mais il modifie le genre *Cytisus*

(1) Linné, *Genera plantarum*, édit. I, p. 217 ; 1737.

(2) Linné, *Species plantarum*, éd. II, p. 995 ; 1763.

(3) Lamarck, *Encyclopédie méthodique*, II, p. 252 et 624, 1786, et Boissier, *Voyage botanique dans l'Espagne*, p. 138 ; 1839-1845.

(4) Willdenow, *Species plantarum*, III, p. 926 et 936 ; 1800.

(5) Sprengel, *Systema vegetabilium*, III, p. 177 ; 1826.

(6) Lamarck, *Flore française*, II, p. 614 et 620, 1778, et *Encyclopédie méthodique*, II, p. 252 et 626 ; 1786.

(7) A.-L. de Jussieu, *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*, p. 353 ; 1789.

(8) A.-P. de Candolle, *Mémoires sur les Légumineuses*, VI, p. 203 ; 1825.

qu'il réduit aux seules espèces à étamines monadelphes et en extrait : 1° les *Cajanus* (1), qui ont leurs étamines diadelphes et qu'Adanson (2), en 1763, avait déjà placés parmi les *Phaséolées* ; 2° les *Adenocarpus* (3), dont le calice et les légumes sont glanduleux ; 3° le *Cytisus Wolgaricus* L. (4), voisin des Astragales ; 4° le *Spartium junceum*, que déjà Adanson, sous le nom de *Lygos* et Link (5), sous celui de *Spartianthus*, avaient isolé. Malheureusement le caractère de de Candolle, reposant sur l'étroitesse plus ou moins grande de la carène, est très variable même chez les espèces très voisines ; il est par conséquent insuffisant. Pourtant Loiseleur (6) l'enregistre dans le *Dictionnaire des Sciences Naturelles*.

Koch (7) rejette ce mode de détermination et distingue les Genêts des Cytises uniquement par la notion du stigmate oblique, tourné vers l'axe floral chez les premiers, incliné vers l'extérieur chez les seconds. Mais ce nouveau caractère ne donne pas encore la solution du problème et Reichenbach (8) remarque avec raison que certains Cytises ont le stigmate terminal droit, et par conséquent n'entrent dans aucune des catégories de Koch. Il range alors dans les *Genista* toutes les espèces à stigmate incliné en arrière, mais donne aux *Cytises* un stigmate droit.

Boissier (9) reprend ce caractère en y ajoutant une nouvelle modification et classe cette fois parmi les Genêts toutes les espèces à stigmate incliné, aussi bien vers l'extérieur que vers l'axe floral, réservant toujours aux Cytises le stigmate exclusivement capité ; de plus, il restreint ces deux genres : il extrait des Genêts les *Retama*, à fruit gonflé indéhiscent, et conserve comme genres les *Ulex* L., *Spartium* L., *Calycotome* Link,

(1) A.-P. de Candolle avait déjà distingué les Cajans des Cytises en 1814, dans son *Catalogus plantarum horti regii monspeliensis*.

(2) Adanson, *Familles des plantes*, II, p. 326 ; 1763.

(3) Déjà signalés par de Candolle dans la *Flore française*, Suppl., p. 549 ; 1815.

(4) Fischer, dans de Candolle, *Prodrome*, II, p. 270 ; 1825.

(5) Link, *Enumeratio plantarum horti regii bot. berolinensis*, II, p. 233 ; 1828.

(6) *Dictionnaire des Sciences naturelles*, articles Genêt et Cytise, par Loiseleur, 1816.

(7) Koch, *Synopsis floræ germanicæ et helveticæ*, éd. I, p. 152 ; 1737.

(8) Reichenbach, *Flora germanica excursoria*, p. 519 et 522 ; 1832.

(9) Boissier, *Voyage botanique dans l'Espagne*, p. 138 ; 1839-1845.

Sarothamnus Wimm., *Erinacea* Boiss., *Adenocarpus* DC, *Chasmone* E. Mey., faisant un premier pas vers le démembrement des genres, qui sera repris et poussé beaucoup plus loin dans la suite.

Endlicher (1) admet les mêmes genres que Boissier, à l'exception des *Calycotome* qu'il joint aux *Cytisus* et des *Chasmone* qu'il nomme, d'après Ecklon et Zeyher (2), *Argyrolobium*. Dans ses diagnoses il reste fidèle aux anciens caractères de de Candolle sur la carène, mais il ajoute celui du stigmate et, de plus, mentionne un calice dont la lèvre supérieure est profondément divisée en deux lobes chez les *Genista*, et courtement bidentée chez les *Cytisus*.

Noulet (3), en 1837, et surtout Spach (4), en 1844, séduits par ce caractère du calice, en font une nouvelle base de séparation et placent parmi les Genêts toutes les espèces à lèvre supérieure calicinale profondément fendue, tandis que les *Cytisus* ont le labre supérieur entier ou courtement bidenté. Malheureusement, certaines espèces de *Teline* et de *Chronanthus* ont des calices ambigus. Pourtant ce caractère est attrayant et facilement visible : aussi a-t-il été repris plus récemment dans la *Flore de France* de Grenier et Godron (5).

D'autres auteurs jugent la question compliquée à cause de la trop grande extension donnée aux deux genres *Genista* et *Cytisus* et proposent leur démembrement. Déjà Mœnch (6), en 1794, avait créé un genre *Viborgia* pour les Cytises à calice tubuleux et Link (7), en 1807, avait séparé les *Calycotome* et les *Spartianthus*. Lang (8) à son tour, en 1843, isole les *Cytisanthus* et *Cytisophyllum*, et, à la même époque, Grisebach (9) admet aux dépens

(1) Endlicher, *Genera plantarum*, p. 1266 ; 1836-1840.

(2) Ecklon et Zeyher, *Enumeratio plantarum Africæ australis extratropicæ*, p. 184 ; 1834-1837).

(3) Noulet, *Flore sous-pyrénéenne*, p. 146 ; 1837.

(4) Spach, *Revisio generis* Genista Ann. Sc. nat., 2e série, t. II, p. 237, 1844, et t. II, p. 102, 1845.

(5) Godron dans Grenier et Godron, *Flore de France*, I, p. 359 ; 1848.

(6) Mœnch, *Methodus horti et agri Marburgensis*, p. 132; 1794.

(7) Link, dans Schrader, *Neues Journal für die Botanik*, II, pars II, p. 30 ; 1807.

(8) Lang, *Ueber die Gattung Cytisus*, Flora, XXVI, p. 770, 1843, d'après Pfeffer, *Nomenclator Botanicus*, I, pars II, p. 995 ; 1843.

(9) Grisebach, *Spicilegium Floræ rumelicæ*, I, p. 10; 1874.

des Genêts, outre les *Retama* Boissier, le genre *Syspone* Grisb. pour le *Genista sagittalis* et, pour le seul *Cytisus nigricans*, le genre *Lembotropis* Grisb., à carène très aiguë, stigmate peu oblique et graine sans arille. Webb (1) distingue les *Teline*, les *Spartocytisus* et les *Cytisus*, d'après la forme du calice et la longueur des lèvres, par rapport au tube ; en outre, des *Retama*, il extrait les *Bœlia*.

Presl (2) arrive ensuite et, comme le fait remarquer Briquet (3), embrouille cette question déjà si compliquée en y introduisant des erreurs. Il change les *Teline* de Webb en *Telinaria*, parce qu'il existait un genre *Telina* Mey., devenu depuis le *Lotononis*, mais il y mêle de vrais Genêts et rend confuse la conception de ce groupe ; de la section *Corothamnus* de Koch il fait un genre auquel il attribue à tort des graines sans caroncule ; il ajoute le *Cytisus sessilifolius* aux *Lembotropis* de Grisebach, ce qui les rend moins précis ; il transforme les *Spartothamnus*, section du genre *Spartocytisus* de Webb, en un genre à caractères souvent inexacts.

De son côté, Rafinesque (4) a créé de nombreuses coupures artificielles et fait les genres *Verzinum*, *Nubigena*, *Diazulon*, *Lygoplis*, *Meiemianthera*, *Aulonix*, rapprochant des espèces très dissemblables.

Koch (5) pousse le démembrement des *Genista* et *Cytisus* au maximum et distingue les treize genres suivant de Génistées : *Anagyris*, *Laburnum*, *Lembotropis*, *Cytisus*, *Calycotome*, *Teline*, *Spartocytisus*, *Spartium*, *Enantiosparton*, *Spartianthus*, *Ulex*, *Genista*, *Corothamnus*. A la même époque, Fourreau (6) décomposait le seul genre *Genista* en six genres et le genre *Cytisus* en cinq.

Mais toutes ces divisions nouvelles, loin d'éclaircir la question, la compliquent de plus en plus. Aussi certains auteurs, adoptant

(1) Webb, dans Webb et Berthelot, *Phytographia canariensis*, II, p. 55 1836-1850.

(2) Presl, *Botanische Bemerkungen*, p. 49-135 ; 1844.

(3) Briquet, *Études sur les Cytises des Alpes-Maritimes*, p. 101 ; 1894.

(4) Rafinesque, *Sylva Telluria*, 1836, d'après Jackson, *Index Kewensis plantarum phanerogamarum*, I, p. 706 ; 1893.

(5) K. Koch, *Dendrologie*, I, p. 15 ; 1869.

(6) Fourreau, *Catalogue des plantes qui croissent le long du cours du Rhône*, p. 56 ; 1869.

une méthode toute contraire et également exagérée, réunissent en un seul les deux genres *Genista* et *Cytisus*. C'est ce que fait Scheele (1) en 1843 : il n'admet qu'un seul caractère distinguant les Genêts des Cytises, celui du stigmate, et le trouve en défaut dans la section *Laburnum* ; aussi il conclut à la nécessité de la réunion et nomme *Genista* ce genre à compréhension si vaste. Visiani (2), en 1852, partage cette opinion, mais il donne à l'ensemble des deux genres le nom de *Cytisus*. Sa critique sévère des caractères servant à différencier les Genêts des Cytises est juste en général ; néanmoins il s'y glisse quelques faits inexacts qui ont nui à son adoption.

Baillon (3) qui, dans son *Histoire des plantes*, en 1870, avait suivi Bentham et distinguait les Genêts dépourvus d'arille à la graine des Cytises munis d'arille, revient sur sa décision et, en 1882, remarque que les *Laburnum* n'ont pas de strophiole et que le *Genista tinctoria* au contraire « n'en est pas absolument dépourvu » ; il nie toute limite définie entre eux et met dans un même genre *Genista*, les *Genista*, *Cytisus*, *Laburnum*, *Spartium*, *Sarothamnus*. En 1904, Otto Kuntze (4) propose de donner une extension encore plus grande à ce genre qu'il appelle cette fois *Cytisus* et y fait entrer non seulement les Genêts mais une grande partie des *Argyrolobium*, les *Petteria* et les *Adenocarpus*.

Pour Rouy (5), dans sa *Flore de France*, les *Genista* comprennent : les *Genista*, *Cytisus*, *Sarothamnus* et toutes les espèces d'*Argyrolobium* qui ont leurs étamines concrescentes par leurs filets en un tube entièrement clos.

Malgré ces critiques, dont les premières étaient connues à son époque, Bentham (6) est partisan de la conservation des deux genres distincts *Genista* et *Cytisus*. Il ajoute une importance considérable au caractère de la graine, strophiolée ou non et en fait la base d'une séparation non pas seulement de deux

(1) Scheele, *Beiträge zur deutsch. u. schweiz. Flora* (Flora, XXVI, p. 437; 1843).

(2) Visiani, *Flora dalmatica*, III, p. 259; 1852.

(3) Baillon, *Histoire des plantes*, II, p. 331 et 334, 1870, et Baillon, *Sur les limites du genre* Genista (Bull. Soc. Linn. de Paris, I, p. 325; 1882).

(4) Otto Kuntze, *Lexicon generum Phanerogamarum*, article Cytisus, 1904.

(5) Rouy, dans Rouy et Foucaud, *Flore de France*, IV, p. 185; 1897.

(6) Bentham, dans Bentham et Hooker, *Genera plantarum*, I, p. 482; 1867.

genres, mais de deux grandes sous-tribus de *Génistées* : les *Spartiées*, où se placent les Genêts, et les *Cytisées*, qui comprennent les Cytises. Mais il laisse lui aussi passer plusieurs inexactitudes dont les principales sont de ranger les *Corothamnus*, qui ont les graines strophiolées, parmi les *Genista* et d'attribuer aux fleurs de *Retama* la couleur des fleurs de *Bœlia* et réciproquement.

L'erreur sur les *Corothamnus* avait été évitée par Godron (1) avant Bentham et après lui par Simonkai (2), puis par Taubert (3) ; ce dernier, dans les *Pflanzenfamilien*, adopte, à part cette rectification, la classification de Bentham ; mais, dans le genre *Genista*, il attribue à tort à la section des *Retama* la diagnose des *Bœlia* et à ceux-ci celle des *Retama*.

Les auteurs des diverses flores récentes ne font que reprendre un des systèmes que nous venons d'exposer : tantôt c'est la notion du calice à labre plus ou moins fendu (4), tantôt celle de la graine caronculée ou non qui servent à distinguer les deux genres, ou bien les descripteurs emploient des caractères tout à fait artificiels : feuilles simples ou trifoliolées (5) ; ou même se servent d'épithètes particulières, sans les définir, comme Janka (6), qui distingue les *Génistées vraies* des *Cytisoïdées* mais ne donne aucune explication sur ces deux termes.

Quant à Briquet (7), à qui nous devons plusieurs renseignements figurant dans cet Historique, il admet, comme Bentham, la séparation des Genêts et des Cytises d'après la strophiole de de la graine, mais il incline vers la réunion de ces genres et fait remarquer que l'on se trouve en présence de phénomènes

(1) Godron, dans Godron et Grenier, *Flore de France*, I, p. 359 ; 1848.

(2) Simonkai, *Cytisi Hungariæ terrarumque adjacentium* (Math. es. Termesz. közlemeneik, XXII, p. 359 ; 1888).

(3) Taubert dans Engler, *Natürlichen Pflanzenfamilien*, III Teil, Abt. 3, p. 214 ; 1893.

(4) Arcangeli, *Flora italiana*, éd. II, p. 471 ; 1894.
Bonnier et de Layens, *Nouvelle Flore*, p. 38, 1807, et *Flore de France*, p. 66.
L'abbé Coste, *Flore de France*, p. 287 ; 1901.
Gillet et Magne, *Nouvelle flore française*, éd. VIII, p. 109 ; 1903.

(5) Cesati, Passerini, Gibelli, *Compendio della flora italiana*, p. 730, 1868.

(6) Janka, *Genistæ europeæ* (Termész. Füzetek, vol. VIII, pars 2, p. 57 ; 1884.

(7) Briquet, *loc. cit.*, 1894.

de parallélisme très embarrassants. Ainsi le *Genista nigricans* est extrêmement voisin du *Cytisus sessilifolius*, le *Genista glabrescens* du *Cytisus Ardoini*, enfin les Genêts des sections *Erinacoides* et *Genistoides* des Cytises de la section *Teline*. Comme on le voit par ce rapide exposé, malgré tous les efforts des descriptions, la question des *Genista* et *Cytisus* est encore en pleine controverse : la systématique basée sur la morphologie externe seule est impuissante à clore la discussion.

2. Morphologie interne. — Si les ouvrages concernant la morphologie externe sont particulièrement nombreux, par contre l'étude anatomique de la tige des *Génistées* n'a fait jusqu'à présent l'objet d'aucun travail d'ensemble important. Les notions de morphologie interne que l'on possède sont surtout extraites d'ouvrages généraux ayant trait souvent à la physiologie, car ces plantes attirent l'attention par leur adaptation aux climats secs.

1° *Tige*. — Parmi les auteurs qui se sont préoccupés surtout du point de vue anatomique, il faut d'abord citer Schube (1) qui, dans un travail d'ensemble sur la structure des jeunes rameaux des plantes à feuillage pauvre, consacre un chapitre aux *Génistées*. Cet auteur est celui qui étudie le mieux ce groupe et qui passe en revue le plus grand nombre d'espèces.

Il reconnaît déjà les principaux types qu'il décrit très sommairement et qu'il distingue entre eux.

Au contraire Jænnicke (2), à la même époque, voulant introduire des données anatomiques dans la systématique, réduit à tort toutes les *Génistées* à un seul type.

Cinq ans après, Russel (3) signale des faisceaux libéroligneux corticaux chez les *Genista tinctoria* et *sagittalis*, étudie le parcours de ces faisceaux et en fait des descriptions très exactes.

Briquet (4), en 1896, considère quelques autres espèces de Genêts (les *Genista radiata*, *umbellata*, *Retam*), mais il s'attache

(1) Schube, *Beiträge zur Kenntniss der Anatomie blattarmer Pflanzen*, p. 32 ; 1885.

(2) Jænnicke, *Beiträge zur anatomischen Systematik der Papilionaceen* (Wigand's Botanische, Heft I, p. 71 ; 1885.

(3) Russell, *Sur les faisceaux corticaux de quelques* Genista (Bull. Soc. bot. de France, XXXVII, p. 133 ; 1890.

(4) Briquet, *loc. cit.*, p. 82 et 65 ; 1894.

surtout à la description de la structure des Cytises particuliers au département des Alpes-Maritimes.

Solereder (1), dans sa *Systematische Anatomie*, résume les connaissances déjà acquises avant lui et reprend en particulier la manière de voir de Briquet.

Récemment, Schulze (2) pour les *Genista*, et Rauth (3) pour les *Cytisus*, dans des ouvrages sur les feuilles des *Genistées*, décrivent deux types de tige : le *Genista polygalæfolia* et *Cytisus radiatus* et Bonnier et Leclerc du Sablon (4) prennent comme exemple de structure primaire de tige le *Spartium junceum*, dans leur *Cours de Botanique*.

Enfin, Van Tieghem après avoir défini, dans un premier travail (5), les diverses sortes de méristèles corticales de la tige, applique, dans un deuxième travail (6), ces définitions générales à quelques exemples choisis parmi les *Génistées*, surtout parmi les Genêts et les Cytises. Il faut remarquer que, dans cette courte Note, la structure des nœuds est étudiée pour la première fois, tandis que les précédents auteurs s'étaient toujours bornés à l'examen des entre-nœuds de jeune tige.

Le *périderme* a fait l'objet d'un petit nombre de travaux. Mœller (7), en 1882, étudie sa formation dans le *Cytisus Laburnum*, où il est sous-épidermique, mais c'est surtout Ross (8), en 1887, qui s'attache à cette question.

Il constate dans la tige côtelée du *Spartium junceum* la formation de plaques de liège en demi-lune qui se constituent sous les côtes, en dedans d'épaississements fibreux du péricycle, et les repoussent vers l'extérieur. Ces plaques, d'abord séparées, se réunissent par des tronçons d'assise subérophellodermique

(1) Solereder, *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*, p. 314 ; 1899.

(2) Schulze, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Genisteengattungen :* Genista, Adenocarpus, Calycotome, p. 13 ; 1901.

(3) Rauth, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie einiger Genisteen Gattungen*, p. 16 ; 1901.

(4) Bonnier et Leclerc du Sablon, *Cours de Botanique*, p. 175 ; 1905.

(5) Van Tieghem, *Sur les diverses sortes de méristèles corticales de la tige* (Ann. Sc. nat. ; Bot., 9e série, I, p. 33 ; 1905).

(6) Van Tieghem, *Sur la stèle ailée de quelques Légumineuses* (Morot, Journ. de Bot , XIX, p. 189 ; 1905).

(7) Möller, *Anatomie der Baumrinden*, p. 382 ; 1882.

(8) Ross, *Beiträge zur Kenntniss des Assimilationsgewebes und der Korkentwicklung armlaubiger Pflanzen*, p. 26 ; 1887.

s'étalissant en dedans des sillons, en dessous de l'épiderme. Ross étudie en outre les *Cytisus scoparius* et *Genista monosperma* et y signale un périderme épidermique. Après lui, Douliot (1) reprend les exemples des *Cytisus Laburnum* et *scoparius* et ajoute celui de l'*Ulex europæus*, dont le périderme se forme aussi dans l'épiderme.

Le *bois âgé* présente peu de particularités. Nördlinger (2), dans ses coupes de bois, cite le *Cytisus Laburnum*, le *Spartium junceum* et l'*Adenocarpus decorticans*. Bien après lui, Mœller (3), en 1876, décrit quelques bois de Cytises et De Bary (4), dans son ouvrage général d'*Anatomie comparée*, étudie particulièrement le *Cytisus Laburnum*, dont il représente de nombreuses coupes, mais qu'il considère du reste comme un type très vulgaire que l'on retrouve dans la plupart des tiges ligneuses.

Solereder (5), Saupe (6), puis Taubert (7), signalent l'épaississement spiralé des vaisseaux, l'étroitesse des ponctuations et la présence de trachéides à lumière étroite jusque dans le bois de printemps. Briquet (8) insiste sur la forme et l'ornementation de ces trachéides et appelle du nom de *trachéides doliformes* des communications entre les vaisseaux du bois, larges et courtes, tangentielles à travers les rayons médullaires.

2° *Feuille.* — Le limbe de la feuille des *Génistées* a fait récemment l'objet de deux Mémoires, l'un de Schulze (9) pour les genres *Genista*, *Adenocarpus* et *Calycotome*, l'autre de Rauth (10) pour les autres genres. Ces études sont très consciencieuses, elles s'adressent à un grand nombre d'espèces. Malheureusement, la structure de la feuille offre peu de variations et les caractères remarquables sont rares. L'année suivante (1902),

(1) Douliot, *Recherches sur le périderme*, p. 349; 1889.
(2) Nördlinger, *Holzquerschnitte*, 1852.
(3) Möller, *Denkschrift. des Akadem. der Wiss. in Wien*, p. 407; 1876.
(4) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, 1877.
(5) Solereder, *Ueber den systematischen Werth der Holzstruktur bei den Dikotyledonen*, p. 108, 1885.
(6) Saupe, *Der anatomische Bau der Leguminosen* (Flora, p. 299; 1887).
(7) Taubert, dans Engler, *loc. cit.*, p. 78; 1894.
(8) Briquet, *loc. cit.*, p. 73, 1894.
(9) Schulze, *loc. cit.*, 1901.
(10) Rauth, *loc. cit.*, 1901.

Solereder (1), dans un article sur les feuilles de *Podalyriées* et de *Genistées*, ne fait, pour la partie qui nous intéresse, que résumer les deux ouvrages précédents.

3° *Racine.* — La racine est toujours délaissée malgré son intérêt, à cause de la difficulté que l'on éprouve à se procurer des matériaux d'étude. Elle est du reste moins remarquable que la tige, car, d'après les quelques types que nous avons examinés, sa structure est très peu variable, et voisine du type *Lupinus* étudié par Van Tieghem (2) dans son grand ouvrage sur la racine.

4° *Physiologie.* — Pick (3), Volkens (4), Mertins (5) s'occupent de la constitution des plantes dont les feuilles sont peu nombreuses, ou se détachent et tombent rapidement, mais ils ne s'attachent pas aux *Génistées* en particulier. Reinke (6) s'y arrête bien davantage et, dans un travail rapide, esquisse l'anatomie d'un certain nombre d'espèces. Il compare la surface assimilatrice de la tige à celle des feuilles et considère comme une adaptation à la chaleur la réduction des tissus chlorophylliens par la chute des feuilles. Il remarque, en outre, que ces derniers organes sont d'autant moins protégés contre la chaleur (pas de cuticule épaisse, pas de sclérenchyme sur les nervures, etc.), qu'ils sont destinés à se détacher de la tige plus rapidement.

En cultivant en atmosphère très humide des *Ulex* et certains Genêts épineux, Lothelier (7) obtient la réduction des enclaves fibreuses contenues dans l'écorce de leur tige, mais non leur disparition, ni même de grands changements dans leur forme.

Molliard (8) arrive aux mêmes résultats que Lothelier en

(1) Solereder, *Ueber die anatomischen Charaktere des Blattes bei den Podalyrieen und Genisteen* (Beihefte zum Botanischen Centralblatt, p. 284; 1902).

(2) Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat., Bot., 5e série, p. 222; 1871).

(3) Pick, *Beiträge z. Kennt. armlaubiger Pflanzen*, 1881.

(4) Volkens, *Flora der ægyptisch-arabischen Wüste*, p. 115; 1887.

(5) Mertins, *Beiträge z. Kennt. des mechanischen Gewebessystems der Pflanzen*, 1889.

(6) Reinke, *Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen* (Pringsheim, Jahrb. f. wissenschaft. Botanik, Bd XXX, p. 59; 1897.

(7) Lothelier, *Recherches anatomiques sur les plantes à piquants*, 1893.

(8) Molliard, *Influence de la concentration des solutions sucrées sur le développement des piquants chez l'« Ulex europæus »* (Comptes rendus, n° 21, p. 880, 18 novembre 1907).

fournissant à des germinations d'*Ulex europæus* des solutions de glucose de moins en moins concentrées.

Enfin Schulze (1) signale un fait intéressant dans sa description du *Genista polygalæfolia*. Le périderme, dans cette espèce, se forme en dedans d'épaississements fibreux du péricycle. Or, avant la formation du liège, il constate une digestion de la cellulose contenue dans les parois des fibres péricycliques, celles-ci n'étant bien lignifiées que dans leur lamelle moyenne.

On sait, d'autre part, que les *Génistées* contiennent des alcaloïdes puissants, dont quelques-uns ont une application en médecine. Ils ont fait l'objet de nombreux travaux, et récemment encore, Andemard (2) s'est occupé de leur localisation dans les Genêts. Mais ces questions sortent du domaine qui nous intéresse.

Au cours du rapide historique qui précède, on a pu remarquer que les anatomistes ont presque toujours négligé d'appliquer à la classification les résultats de leurs recherches, et que, d'autre part, les coupes génériques établies d'après la morphologie externe seule ne paraissent pas s'appuyer sur des caractères suffisants. Une question se présente donc immédiatement à l'esprit : ne pourrait-on pas se servir des faits puisés dans l'anatomie pour instituer les bases d'une classification vraiment naturelle?

C'est ce que nous allons nous efforcer de démontrer dans les pages qui vont suivre.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES CARACTÈRES DE CLASSIFICATION ET AFFINITÉS.

Nous avons vu, dans le précédent historique, que beaucoup de caractères différents ont attiré l'attention des descripteurs de *Génistées*, mais que très peu ont paru à tous à l'abri des critiques. Il est donc utile de les passer rapidement en revue pour en reconnaître la valeur.

(1) Schulze, *loc. cit.*, p. 8 ; 1901.

(2) Andemard, *Localisation des alcaloïdes dans les Genêts* (L'Union pharm., 1903).

I. — Caractères de morphologie externe.

A. **Fleur**. — La fleur irrégulière, du type papilionacé, offre les variations suivantes :

1° *Calice*. — Les différences de forme du calice sont très importantes et servent à distinguer un grand nombre de genres. Le calice est toujours constitué par cinq sépales concrescents entre eux en un tube plus ou moins long. Leurs extrémités sont libres, et forment cinq dents aiguës de grandeur très variable. Celles-ci sont longues, presque égales, chez les *Loddigesia* et *Hypocalyptus*, où l'on ne peut distinguer de lèvres calicinales. Cette disposition est particulière à ces deux genres et seul le *Genista Saharæ* s'en rapproche légèrement.

Chez les *Spartium*, ce calice est remarquable, car il n'a qu'une lèvre inférieure, grande, papyracée, terminée par cinq dents minuscules, tandis qu'il est fendu jusqu'à la base dans sa partie supérieure.

Partout ailleurs, il y a deux lèvres calicinales. Dans le genre *Ulex*, elles sont papyracées comme chez les *Spartium*, la supérieure bidentée, l'inférieure tridentée, quelquefois à peine concrescentes entre elles à la base.

Les *Genista* et *Cytisus* ont le tube du calice, en général, à peu près égal aux lèvres. Le labre (1) présente des différences qui permettent de distinguer ces deux genres entre eux : chez les premiers il est bifide, séparé en deux lobes par un sinus large et profond ; dans les seconds, au contraire, il est tronqué, entier ou terminé par deux petites dents. C'est un bon caractère pour ces deux genres, car on ne trouve d'intermédiaire que le *Cytisus tribracteolatus*. Pourtant Bentham n'en a pas tenu compte, parce que les *Argyrolobium* présentent tous les passages d'une forme à l'autre, et que le calice de certains *Argryolobium* est peu différent de celui de certains Genêts. Ce caractère n'en reste pas moins primordial pour les *Genista* et *Cytisus*, et d'autant plus intéressant qu'il est, comme nous le verrons, en rapport presque constant avec la structure anatomique.

(1) Pour simplifier les descriptions et éviter des répétitions fréquentes, nous désignerons, comme quelques auteurs, par *labre* la lèvre supérieure du calice et par *labiole* la lèvre inférieure.

D'autre part, Bentham (1) sépare les *Argyrolobium* et *Lupinus* des autres *Spartiinées* d'après la longueur des lèvres du calice qui, chez les deux premiers, dépasse de beaucoup celle du tube, tandis qu'elle est plus petite ou égale chez ces derniers. Mais cela n'est pas toujours exact ; car, dans certains Genêts comme les *Genista hirsuta*, *G. Duriæi*, *G. germanica*, *G. florida* et quelques autres, les lobes dépassent la longueur du tube.

Un calice tubuleux est caractéristique du genre *Petteria* et, chez les *Cytisus*, de la section *Wiborgia*. Comme les *Petteria* sont aussi voisins des *Genista* que les *Wiborgia* des *Cytisus* et n'en diffèrent que par le calice, il est logique de donner la même importance dans les deux cas à ce caractère et de considérer les *Petteria* comme une section des *Genista*.

Le gonflement du calice est spécial au genre *Erinacea*.

Dans certaines espèces de *Genista*, *Cytisus* et chez les *Calycotome*, le calice se découpe transversalement au-dessus de la base et la partie supérieure se détache et tombe. On peut remarquer encore que le calice est glanduleux seulement chez les *Adenocarpus;* chez les autres *Génistées*, il est tantôt velu, tantôt glabre, suivant les espèces ou les variétés.

2° *Corolle*. — La corolle est du type papilionacé ordinaire, de couleur variable, le plus souvent jaune. Elle est surtout remarquable par les variations de forme de la carène formée de deux pétales soudés antérieurement (sauf dans le *Spartium*, où ils restent libre).

Tantôt cette carène est droite ou très peu oblique (*Genista*, *Petteria*, *Laburnum*), tantôt elle est fortement courbée, falciforme (*Cytisus*, *Podocytisus*, *Argyrolobium*). Malheureusement ce caractère n'est pas absolu; certains *Argyrolobium* (*A. dorycnioides*) et certains *Cytisus* (*C. orientalis*) ont la carène presque droite; en revanche le *Genista Saharæ* a la carène assez incurvée ; il est vrai qu'il tient une place un peu spéciale parmi les Genêts.

La longueur relative de la carène et de l'étendard n'a de valeur générique que pour les *Loddigesia* et les *Hypocalyptus*, où les intermédiaires n'existent pas.

Quant aux ailes, leur forme est assez constante et leurs

(1) Bentham, dans Bentham et Hooker, *loc. cit.*, vol. I, p. 441; 1867.

dimensions de peu d'importance; pourtant chez les *Lupinus*, et chez eux seulement, elles sont légèrement concrescentes au sommet par le bord supérieur.

3° *Androcée.* — Les étamines sont inégales, les plus longues opposées à l'axe de l'inflorescence; elles sont concrescentes par le filet en un tube *entièrement clos*. Ce dernier caractère est capital et sert à distinguer la sous-tribu des *Spartiées* de celles des *Crotalariées* et des *Bossiæées*. Il n'offre comme exceptions que certains *Argyrolobium* (*A. speciosum*, *A. longifolium*, *A. tuberosum*) dont le tube dorsal est fendu longitudinalement du côté de l'axe et qui, pour cela même, doivent être rangés parmi les *Crotalariées*.

Taubert, dans les *Pflanzenfamilien* (1), groupe les genres de *Spartiinées* d'après la concrescence des onglets des pétales avec le tube formé par les filets des étamines, ce qui est inadmissible, car cette concrescence est très variable, même dans un seul genre (*Genista*).

Les anthères offrent peu de variations; elles ont quatre sacs polliniques accouplés. Elles présentent pourtant une exception chez les *Gonocytisus*, où leurs extrémités sont barbues. Ce caractère faisait isoler les *Gonocytisus* comme genre par Spach (2), mais trop de caractères les rapprochent des Genêts pour permettre cette distinction.

4° *Gynécée.* — L'ovaire ne peut pas servir dans la classification; il peut être couvert de poils, mais les espèces les plus velues ont souvent des variétés à ovaire glabre.

Le caractère de l'enroulement du style est insuffisant pour distinguer le genre *Sarothamnus* des Cytises qui ont parfois le style très recourbé; ce caractère étant unique, nous considérons les *Sarothamnus* comme une section de *Cytisus*.

Comme nous l'avons vu dans notre Historique, l'inclinaison du stigmate ne peut pas servir dans la distinction des genres, étant très variable même dans des espèces voisines.

B. **Légume et graine**. — Le fruit présente toutes les transitions entre la forme globuleuse courte et acuminée et la forme allongée, oblongue, linéaire; il peut pourtant donner de précieuses caractéristiques de genre. Il est atténué, légèrement

(1) Taubert, dans Engler, *loc. cit.*, p. 230; 1893.
(2) Spach, *loc. cit.*, en note, p. 153; 1845.

stipité à la base dans les *Laburnum*, où sa marge supérieure est nettement épaissie ou ailée, ce qui se retrouve seulement chez les *Calycotome*. Pour la gousse des *Podocytisus*, ce sont les deux marges, la ventrale comme la dorsale, qui sont épaissies.

Le genre *Adenocarpus* est bien caractéristique aussi par son légume, le seul dont la surface soit abondamment glanduleuse.

Le nombre des graines est variable : de une à deux chez les *Genista* brachycarpés, elle atteint quinze à vingt dans les légumes allongés du *Spartium*, mais on trouve toutes les transitions.

Les graines sont ovales ou réniformes, plus ou moins aplaties, mais ce qui attire surtout l'attention, c'est que le hile peut se dilater et former un épaississement en fer à cheval plus ou moins développé, entourant l'insertion du funicule, et nommé *strophiole*. Le caractère des graines strophiolées ou non, invoqué par Bentham, a été repris par beaucoup d'autres auteurs pour séparer les Genêts des Cytises ; mais comme nous l'avons vu, il est en défaut chez le *Genista tinctoria* et les *Cytisus glabrescens* et *nigricans*, qui sont intermédiaires. On est donc forcé, si l'on admet ce caractère, de classer, comme Godron (1), dans les Genêts les graines à funicule *ordinairement* non dilaté sur le hile, et dans les Cytises les graines à hile *le plus souvent* dilaté, ce qui prouve l'imperfection de ce système.

3° *Inflorescence*. — Les différents modes d'inflorescences, fleurs axillaires solitaires, grappes, capitules, manquent de fixité et on les rencontre tous dans les deux genres *Genista* et *Cytisus*.

C. **Appareil végétatif**. — Le port présente divers aspects ; certains arbustes sont épineux, d'autres inermes. On en rencontre de très bas, comme l'*Argyrolobium linnæanum*, ou de très élevés, comme les *Laburnum vulgare*, *Genista florida*.

Les feuilles simples, unifoliolées ou composées à trois folioles, rarement plus (*Lupinus*), sont sessiles ou pétiolées. Mais toutes les formes de feuilles peuvent se trouver réunies chez le même individu : *Cytisus*, section *Sarothamnus*.

(1) Godron, dans Grenier et Godron, *loc. cit.*, I, p. 349 ; 1848.

2. — Caractères de morphologie interne.

La structure de certains genres de *Génistées* est en corrélation avec le maigre développement des feuilles. Comme la surface foliaire diminue, la tige supplée à cette défection et devient assimilatrice. L'écorce est souvent palissadique. Les faisceaux libéroligneux sont protégés du côté extérieur par des épaississements fibreux. Les stomates sont logés dans des fentes de la tige, dans des sillons étroits, et de nombreux poils tecteurs entretiennent autour de leurs orifices une atmosphère toujours humide. Mais ces particularités ne se retrouvent pas chez toutes les *Génistées* et présentent certaines modifications.

A. **Tige**. — Étudiée au milieu d'un entre-nœud, en coupe transversale, la jeune tige (1) a une structure normale et une stèle cylindrique dans les genres *Lupinus*, *Loddigesia*, *Hypocalyptus*, *Laburnum* et *Argyrolobium*. Cette tige est au contraire côtelée et présente diverses modifications chez les autres genres de *Génistées*, qui offrent les types suivants :

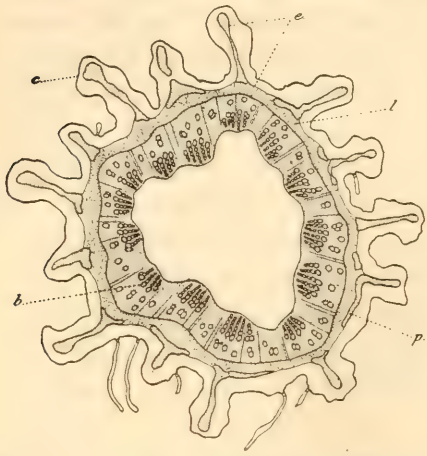


Fig. 1. — Coupe schématique de l'entre-nœud de l'*Ulex europæus*. — *l*, liber; *b*, bois; *p*, péricycle fibreux; *e*, endoderme; *c*, épiderme.

1° *Tige à stèle ailée, sans autre complication* (2). — La jeune tige, en coupe transversale dans le milieu de l'entre-nœud, possède un certain nombre de côtes dont la forme est différente suivant les genres et les espèces.

La stèle a un faisceau libéroligneux vis-à-vis de chaque côte et un autre vis-à-vis de chaque sillon.

En dehors de chacun des faisceaux correspondant aux sillons,

(1) Pour ne mettre en présence que des éléments comparables, à peu près au même degré de développement, quand nous effectuons des coupes dans de jeunes rameaux, nous les pratiquons toujours dans le milieu du troisième ou quatrième entre-nœud à partir du sommet.

(2) Voy. Van Tieghem. *Sur les diverses sortes de méristèles corticales de la tige* (Ann. Sc. nat., Bot., 9e série, I, p. 33; 1905).

le péricycle se différencie en un petit arc de fibres à cavité presque nulle, à parois très épaisses, mais peu lignifiées, sauf dans la lamelle moyenne. Cet arc est formé de quelques assises cellulaires seulement. En dehors de chacun des faisceaux correspondant aux côtes, le péricycle est très épais et forme une lame fibreuse qui pénètre dans le milieu de la côte jusqu'à deux ou trois assises de l'épiderme (1). Les *Erinacea*, les *Ulex*, les *Genista* des sections *Retamoides*, *Voglera*, etc. présentent ce type de structure de la tige.

2° *Tige à stèle cylindrique avec méristèles corticales exclusivement péricycliques.* — Chez les *Cytisus*, les *Calycotome*, les *Podocytisus*, la jeune tige présente des côtes, souvent moins nombreuses que dans le cas précédent. La stèle est cylindrique avec un faisceau libéroligneux vis-à-vis de chaque côte et un autre vis-à-vis de chaque sillon. Le péricycle est différencié en petits arcs de deux ou trois couches de fibres peu lignifiées, qui coiffent chaque faisceau. En outre, dans chaque côte, l'écorce contient un paquet de fibres pareilles à celles du péricycle, entouré d'endoderme, séparé de l'épiderme par une ou deux couches de cellules à parois minces.

Fig. 2 — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Cytisus glabrescens*. — *c*, épiderme; *a*, poils tricellulaires bifurqués ; *s*, stomates; *e*, endoderme ; *p*, fibres péricycliques ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

3° *Tige à stèle ailée avec méristèles corticales incomplètes exclusivement péricycliques.* — Cette structure, qui est la superposition des deux types précédents, ne se rencontre que chez deux espèces de Genêts : les *Genista ulicina* et *lanuginosa*.

4° *Tige à stèle ailée avec méristèles complètes.* — La jeune tige

(1) Lorsque nous parlons d'ailes ou de méristèles envoyés par la stèle dans l'écorce, il n'y a pas, bien entendu, de pénétration de partie stélique dans des tissus préexistants. La différenciation s'est effectuée sur place, en cours de développement de la tige. Cette manière de s'exprimer n'implique rien au sujet des origines, mais elle indique des rapports topographiques existant entre tissus différenciés.

a des côtes de deux sortes, souvent nombreuses. La stèle contient, comme dans les cas précédents, un faisceau libéroligneux vis-à-vis de chaque côte et un autre vis-à-vis de chaque sillon, protégés, chacun, par un arc fibreux péricyclique. Dans une côte sur deux, l'arc fibreux se prolonge dans l'écorce presque jusqu'à l'épiderme et constitue autant d'ailes fibreuses péricycliques. Les arcs qui sont situés vis-à-vis des autres côtes, alternes avec les précédentes et vis-à-vis des sillons, restent minces et ne soulèvent pas l'endoderme. Mais dans chacune des côtes se trouve un faisceau libéroligneux, coiffé en dehors d'un gros paquet de fibres pareilles à celles du péricycle, le tout entouré d'un endoderme et constituant une *méristèle corticale complète*, séparée de l'épiderme par deux ou trois assises cellulaires et du péricycle par quelques assises parenchymateuses. C'est là le type de la tige des *Adenocarpus*, et de certains *Genista* (sections *Erinacoides*, *Asterospartum*).

Fig. 3. — Coupe schématique de la tige du *Genista discolor*. — 1, 2, 3, côtes se détachant pour aller à la feuille ; *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *p*, fibres ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle lignifiée.

Ces différentes formes de stèle sont très importantes chez les *Génistées*, et caractérisent certains genres d'autant mieux que l'on rencontre seulement de rares intermédiaires (certains Cytises) entre les deux premiers types (tige à stèle ailée par le péricycle et tige avec méristèles corticales exclusivement fibreuses), et qu'il n'y a pas de formes transitoires entre les autres types de stèle.

On peut objecter que le système fibreux peut se modifier facilement sous l'action des agents extérieurs, et que des plantes de climat sec, comme les *Génistées*, exposées à l'humidité, et

se développant par conséquent dans des conditions non habituelles, modifieraient leur structure de tige et passeraient du type que nous venons de décrire à un autre. Or Lothelier (1), en maintenant expérimentalement des *Genista* et des *Ulex* en atmosphère saturée d'humidité, est arrivé à supprimer en partie les piquants, mais la structure des rameaux est toujours reconnaissable. L'appareil fibreux a diminué d'importance, les ailes péricycliques ne sont plus élargies en éventail au sommet des côtes, elles sont réduites à une lame mince et pénètrent moins avant dans l'écorce, mais elles restent typiques.

D'autres renseignements précieux, qui nous serviront à grouper les genres, et en particulier à distinguer les Genêts des Cytises, nous seront fournis par la feuille dans ses rapports avec la tige.

Si nous étudions ces rapports, en effectuant des séries de coupes transversales dans la région des nœuds, nous constatons, chez les Génistées, les différences suivantes :

1° *La feuille prend à la tige trois faisceaux libéroligneux.*

α. *Tige normale.* — Lorsque la feuille prend à la tige trois faisceaux libéroligneux, cette tige peut présenter une structure normale à stèle cylindrique. C'est un cas très commun chez toutes les Légumineuses et que présentent les *Lupinus*, les *Loddigesia*, les *Hypocalyptus*, les *Laburnum* et les *Argyrolobium* parmi les *Génistées*.

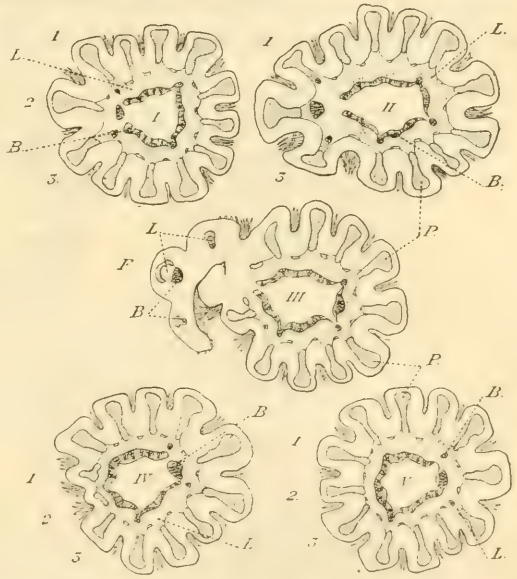


Fig. 4. — Formation de la feuille dans le *Genista ephedroides*. — I, II, III, IV, V, coupes successives transversales dans un nœud ; 1, 2, 3, les trois côtes qui contribuent à la formation de la feuille, ou les côtes qui les réparent ; F, base de la feuille ; P, fibres péricycliques ; L, liber ; B, bois.

(1) Lothelier, *loc. cit.*, 1893.

On peut remarquer en passant que la base de la feuille est le plus souvent étroite, dans ces différents genres, et que les trois faisceaux libéroligneux qui vont à cette feuille sont voisins dans la stèle ; pourtant, chez les *Laburnum* et les *Argyrolobium*, la base du pétiole est large et les deux faisceaux latéraux qui vont à la feuille se détachent de la stèle en deux points très éloignés l'un de l'autre.

β. *Tige côtelée à stèle ailée par le péricycle.* — Lorsque la tige est côtelée et possède une stèle ailée par le péricycle, la feuille peut s'insérer, ou sur une face de la tige, entre deux côtes, ou vis-à-vis d'une côte. Son insertion intéresse deux côtes seulement dans le premier cas, elle en intéresse trois dans le second.

Les faisceaux libéroligneux correspondant aux côtes, avec les ailes péricycliques superposées, se détachent de la stèle au

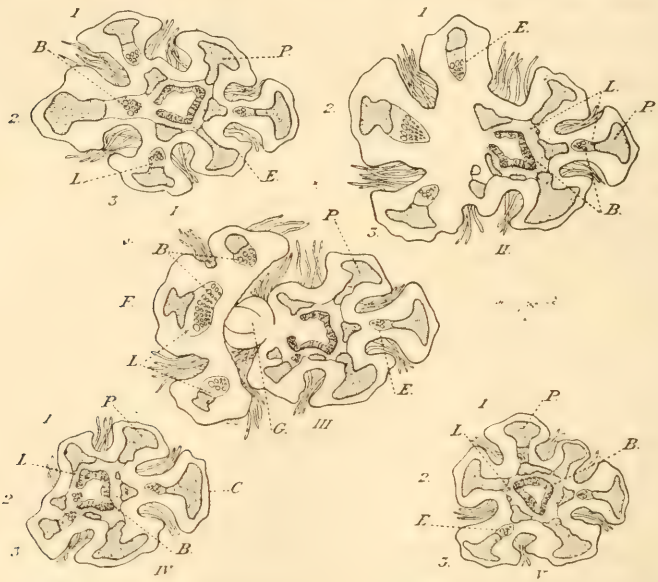


Fig. 5. — Formation d'une feuille chez le *Genista albida*. — I, II, III, coupes successives transversales ; 1, 2, 3, côtes formant la feuille ou côtes réparatrices ; F, feuille ; G, bourgeon ; C, épiderme ; E, endoderme ; P, fibres péricycliques ; L, liber ; B, bois.

nœud et forment les méristèles foliaires. Si la feuille s'insère sur une face, sa méristèle médiane lui est fournie par un faisceau libéroligneux et l'arc fibreux superposé qui correspondent dans la stèle au sillon.

γ. *Tige côtelée à stèle ailée par le péricycle et méristèles complètes corticales.* — La feuille peut s'insérer sur une face de la tige ou vis-à-vis d'une côte, ici comme dans le cas précédent. Elle prend toujours pour méristèle médiane un faisceau libéroligneux correspondant à une aile péricyclique, lequel quitte la stèle au nœud même, et comme méristèles latérales deux méristèles libres dans l'écorce de deux côtes voisines. Ces méristèles s'étaient séparées de la stèle bien au-dessous du point d'insertion de la feuille et avaient parcouru plusieurs entrenœuds avant de passer au pétiole. Chez les *Adenocarpus* et certains *Genista*, sections *Erinacoides*, *Echinospartium*, *Asterospartium*, etc., le mode d'insertion de la feuille répond au cas que nous venons de décrire et cette feuille prend à la tige trois côtes voisines ; elle ne prend que deux côtes dans les sections *Genistoides*, *Teline*, *Gonocytisus* du genre *Genista*.

2° *La feuille prend à la tige une seule méristèle complète.* — Dans deux sections de Genêts épineux, *Voglera* et *Phyllospar-*

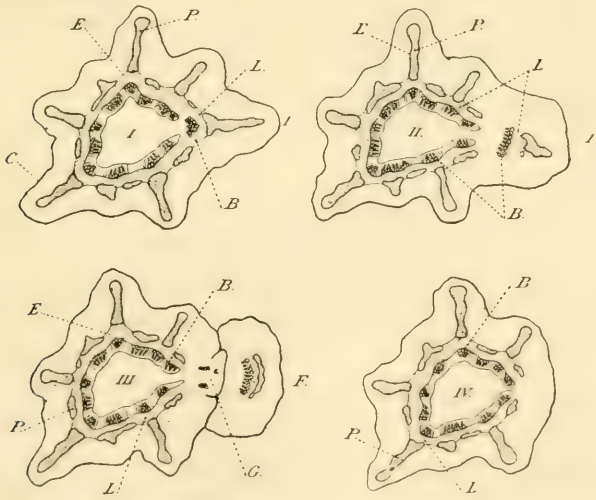


Fig. 6. — Formation de la feuille chez le *Genista triacanthos*. — I, II, III, coupes successives transversales ; 1, côte passant à la feuille ; F, base de la feuille ; C, épiderme ; E, endoderme ; P, fibres péricycliques ; L, liber ; B, bois.

tium et chez les *Ulex*, la feuille s'est fortement rétrécie à la base, et l'insertion, au lieu de comprendre trois côtes, n'en intéresse plus qu'une seule. La tige, dans ce cas, a toujours une

stèle ailée par le péricycle, et la feuille prend au nœud même une seule méristèle foliaire constituée par un faisceau libéroligneux coiffé d'une aile fibreuse péricyclique correspondant à la côte vis-à-vis de laquelle cette feuille s'insère.

3° *La feuille prend à la tige une seule méristèle complète et latéralement deux méristèles incomplètes fibreuses.* — Chez les *Podocytisus*, les *Cytisus* et les *Calycotome*, la base du pétiole est plus large que dans le cas précédent. La feuille prend encore à la tige une seule méristèle complète, mais elle se fixe entre deux côtes qui lui fournissent chacune une méristèle incomplète, excessivement fibreuse.

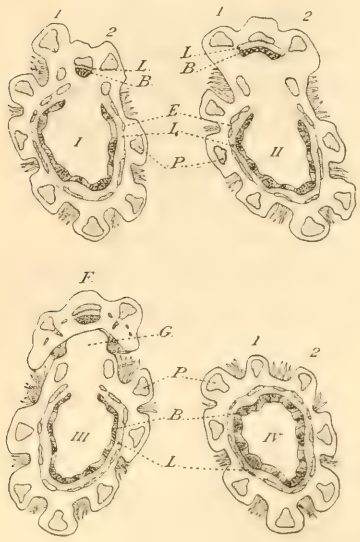


Fig. 7. — Formation de la feuille chez le *Cytisus Boissieri*. — I, II, III, coupes successives transversales : 1, 2, côtes passant à la feuille; F, base du pétiole; G, bourgeon; E, endoderme; P, fibres; L, liber; B, bois.

La tige dans ce cas est toujours côtelée, elle présente une stèle cylindrique avec des méristèles fibreuses dans l'écorce. Par exception, quelques Cytises ont la stèle ailée par le péricycle.

Le mode d'insertion de la feuille et le nombre de méristèles qu'elle prend à la tige sont des caractères de première importance qui n'offrent pas de formes transitoires et qui pour cela nous permettront de séparer des genres dont la délimitation était, jusqu'à ce jour, restée confuse : *Genista* et *Cytisus*, *Argyrolobium*, *Laburnum* et *Podocytisus*. Tels sont, esquissés dans leurs grandes lignes, les principaux caractères que présente la structure de la tige jeune (nœuds et entre-nœuds) des *Génistées*, mais il en existe d'autres d'importance secondaire.

Les côtes de la tige peuvent présenter des différences de formes que nous étudierons en décrivant chaque genre. Souvent elles comprennent entre elles des sillons, quelque-

fois très étroits, qui contiennent les stomates et les poils.

Ces *stomates* sont plus ou moins enfoncés dans l'épiderme; souvent, ils s'ouvrent au fond d'un repli circulaire de la cuticule formant une espèce de puits. Ils sont disposés sans règle et rarement accompagnés de cellules auxiliaires différenciées (*Hypocalyptus*, quelques espèces de Genêts et de Cytises).

Les *poils*, chez toutes les Génistées, sont formés de trois cellules superposées en une file. Les deux cellules inférieures sont courtes et aplaties, la cellule terminale est au contraire très allongée, effilée. Le plus souvent, cette dernière cellule est insérée dans le prolongement des deux basales et le poil est unisérié; mais dans certains cas, elle s'insère perpendiculairement à la direction des deux basales, soit par le milieu, soit par une extrémité. Le poil court est alors ou bien bifurqué, et il se prolonge latéralement par deux espèces de bras allongés, ou bien coudé et il ne possède qu'un seul bras latéral. Les *Calycotome*, les *Genista sphærocarpa* et *Boissieri*, les *Cytisus nigricans* et *glabrescens* ont des poils bifurqués; quelques *Genista*, les espèces *clavata*, *umbellata*, *tridentata*, ont des poils à un seul bras. On ne trouve de poils glanduleux que dans le genre *Adenocarpus*, et encore ils ne sont pas sur la tige.

Quand la tige est côtelée, l'*écorce* est très développée en dedans des sillons, où elle est très souvent palissadique et où, en tout cas, elle est fortement bourrée de grains de chlorophylle. Elle est au contraire très amincie dans les côtes, et, à leur sommet, se réduit le plus souvent à quelques couches de cellules régulières, aplaties, ne contenant pas de chlorophylle, resserrées entre l'épiderme et le sommet fibreux de l'aile contenue dans la côte.

Quand la tige est cylindrique, la couche corticale est d'épaisseur constante. Elle est alors parenchymateuse, mais pourtant très riche en chlorophylle.

La tige contient quelquefois, disséminées dans les cellules parenchymateuses ordinaires, de nombreuses aiguilles cristallines d'oxalate de calcium, et, de place en place, des cellules de dimensions plus considérable à contenu de couleur brune (*Hypocalyptus*).

L'*épiderme* est simple. On ne trouve d'exoderme différencié que chez les *Lupinus* et dans le *Genista Saharæ*.

La cuticule est très épaisse, renforcée sur les côtes. Elle peut pourtant rester mince et l'épiderme est alors papilleux.

Les cellules de l'endoderme sont régulières, à parois minces, sans cadres subérisés, mais elles se distinguent des cellules corticales voisines par leurs dimensions plus grandes, leur orientation différente et leur contenu. Elles sont bourrées de grains d'amidon, mais ne contiennent pas de chlorophylle.

Le *périderme*, suivant les genres, se forme dans l'épiderme, sous l'épiderme, ou dans le péricycle. Il est épidermique chez les *Erinacea* et les *Loddigesia*, et sous-épidermique chez les *Spartium*, *Hypocalyptus* et *Laburnum*.

Chez les Genêts, les Cytises et les Ajoncs, le périderme prend naissance, suivant les espèces, dans le péricycle, en dedans des épaississements fibreux de celui-ci, ou bien dans l'épiderme.

Le *bois* et le *liber secondaires âgés* offrent peu de variations. Le liber contient parfois des cellules sclérifiées. Le bois âgé a peu de parenchyme. Les parois des petits vaisseaux et des trachéides sont spiralés. Les fibres ligneuses ont les parois très épaissies, la cavité presque obstruée; elles sont munies de ponctuations simples.

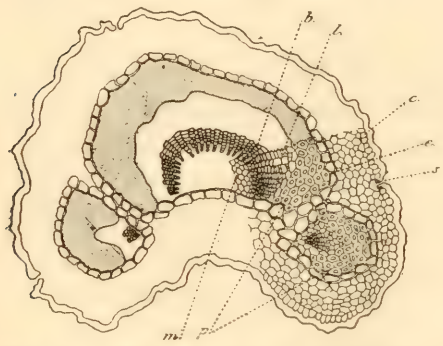


Fig. 8. — Pétiole de *Genista maderensis*. — *c*, épiderme; *s*, stomate; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

B. **Feuille.** — Le *pétiole*, cylindrique ou aplati, contient presque toujours trois méristèles plus ou moins accolées, souvent fondues en une seule sur une partie de la longueur. Ce pétiole est creusé d'une petite cavité à la base chez les *Erinacea* et le *Genista ramentacea*. Cette cavité, ouverte au sommet, contenant en général deux bourgeons superposés, est due à la concrescence des stipules, d'une part avec la tige, d'autre part avec la base du pétiole; elle a été nommée par Van Tie-

ghem (1) *poche gemmaire*. Il y a des phyllodes dans certains cas : *Ulex*, *Genista tridentata*.

Le *limbe* présente une structure le plus souvent dissymétrique et sans modifications très importantes.

Les poils et les stomates de la feuille ont les mêmes caractères que ceux de la tige.

Les poils sont tricellulaires : ils sont bifurqués chez les *Calycotome* et les *Genista Boissieri*, *sphærocarpa* ; ils n'ont qu'un seul bras dans quelques espèces de *Genista* ; ailleurs ils sont simples et effilés. les trois cellules sont dans le prolongement les unes des autres. Il n'y a de poils glandulaires que sur le fruit des *Adenocarpus*.

Les stomates sont disposés sans règles, le plus souvent pourtant leur ouverture est orientée parallèlement à la nervure médiane chez les *Ulex* et chez quelques *Genista* (*Genista acanthoclada*, *corsica*, *hispanica*, *Morisii*, *umbellata*). Ils peuvent, comme dans la tige, être situés profondément dans l'épiderme et s'ouvrir au fond d'un puits cuticulaire. Chez les *Hypocalyptus* ils sont accompagnés de cellules auxiliaires.

L'épiderme est couvert de courtes papilles chez certaines espèces dans la plupart des genres. Elles sont situées des deux côtés de la feuille, ou sur la face inférieure le plus communément ; pourtant chez les *Adenocarpus*, *Calycotome*, *Spartium*, on les trouve localisées sur la face supérieure, exclusivement.

La paroi interne des cellules épidermiques est, dans un très grand nombre d'espèces, fortement gélifiée. Elle se gonfle beaucoup et forme un écran épais contre l'ardeur des rayons solaires. Les faisceaux des grosses nervures sont tantôt protégés par un épais arc fibreux, tantôt ils en sont dépourvus.

Disséminés dans les cellules du parenchyme, on trouve des cristaux d'oxalate de calcium en petits cubes, en aiguilles prismatiques, quelquefois rassemblés en petits faisceaux. On ne rencontre pas de cellules spécialement différenciées, contenant des cristaux en oursins. Solereder (2) signale dans l'épiderme des *Argyrolobium* des sphérocristaux de nature inconnue.

(1) Van Tieghem, *Sur la chambre gemmaire de quelques Légumineuses* (Ann. Sc. nat., Bot., 9e série, p. 179 ; 1905).

(2) Solereder, *loc. cit.*, p. 286 ; 1902.

CLASSIFICATION DES GÉNISTÉES-SPARTIÉES

A. Ailes libres n'embrassant pas la carène.
I. Légume non glanduleux, glabre ou velu.
⊙ Marges du légume ni épaissies ni ailées.
+ Calice ne se gonflant pas après la floraison.
a. Calice campanulé ou tubuleux à deux lèvres, la supérieure à deux lobes plus ou moins libres, l'inférieure à trois lobes.
1. Lèvres du calice rarement plus longues que le tube :
α. La feuille prend à la tige trois méristèles complètes ; tige à stèle ailée par le péricycle, ou à stèle ailée et méristèles complètes..... *Genista.*
β. La feuille prend à la tige une méristèle complète et s'insère vis-à-vis d'une côte ; tige ailée par le péricycle. *Voglera, Phyllospartium.*
γ. La feuille prend à la tige une méristèle complète et deux méristèles fibreuses; tige à méristèles fibreuses dans l'écorce..... *Cytisus.*
2. Lèvres du calice beaucoup plus longues que le tube.
La feuille prend à la tige trois méristèles complètes; tige normale à stèle cylindrique..... *Argyrolobium.*
b. Calice à deux lèvres papyracées, fendu jusqu'à la base :
La feuille prend à la tige une méristèle complète ; tige ailée par le péricycle.. *Ulex.*
c. Calice oblique, fendu jusqu'à la base du côté de l'axe, a une seule lèvre terminée par cinq dents courtes :
La feuille prend à la tige trois méristèles complètes; tige à méristèles fibreuses ou ailée par le péricycle..... *Spartium.*
d. Calice campanulé à cinq dents égales.
La feuille prend à la tige trois méristèles complètes; tige à structure normale :
Étendard plus grand que la carène. *Hypocalyptus.*
Étendard plus court que la carène. *Loddigesia.*
++ Calice plus ou moins membraneux, se gonflant après la floraison :
La feuille prend à la tige cinq faisceaux libéroligneux; tige à stèle ailée par le péricycle..... *Erinacea.*
⊙⊙ Légume épaissi ou ailé le long de la suture ou de la nervure médiane :
a. La feuille prend à la tige une méristèle complète et deux méristèles fibreuses; tige à méristèles fibreuses corticales.:
α La suture du légume seule épaissie ou ailée..... *Calycotome.*

β. La suture et la nervure médiane du légume sont ailées..... *Podocytisus.*

b. La feuille prend à la tige trois méristèles complètes ; tige normale..... *Laburnum.*

II. Légume glanduleux ou tuberculé :

La feuille prend à la tige trois méristèles complètes ; tige à méristèles complètes dans l'écorce..... *Adenocarpus.*

B. Ailes soudées par le bord antérieur, embrassant la carène :

La feuille prend à la tige trois méristèles complètes ; tige normale..... *Lupinus.*

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE GÉNÉRALE DES GENRES DE GÉNISTÉES-SPARTIÉES

Genista (1)

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs de Genêts sont irrégulières, du type papilionacé. Le calice est vert, légèrement coriace, sauf dans la section *Gonocytisus*. Il est formé de cinq sépales concrescents à la base en un tube court, sauf chez les *Petteria*. Ces sépales se séparent au sommet, les deux supérieurs formant le labre, les trois inférieurs le labiole. Les deux sépales supérieurs sont libres sur une grande partie de leur longueur, le labre constitué par eux est profondément divisé en deux segments aigus. Les trois sépales qui forment le labiole, plus longs en général que les deux supérieurs, peuvent être plus ou moins libres entre eux.

Ce calice, suivant les espèces, persiste longtemps et se retrouve encore à la base du fruit mûr ; ou bien il se coupe transversalement vers le milieu et la partie supérieure se détache et tombe rapidement. La corolle irrégulière, jaune, quelquefois blanche (*Retama*), est fixée par des onglets grêles, plus courts que le calice, qui peuvent adhérer par la base au tube des étamines. Tantôt cette corolle se détache tout de suite après la fécondation, tantôt elle persiste et peut se retrouver, comme le calice, à la base du fruit mûr. L'étendard est ovale, rarement redressé. Sa nervure médiane fait souvent saillie sur la face dorsale. Les ailes, souvent plus petites que la carène, sont oblongues, étroites, un peu obliques, souvent munies, dans la région de l'onglet et au bord supérieur, d'une auricule plus ou moins aiguë et de plissements de l'épiderme formant une plage interne gaufrée, aug-

(1) Linné, *System. natur.*, 1735, du mot celtique *gen*, petit buisson.

mentant la surface, nommée *pleuridie*. La carène, plus ou moins grande que l'étendard, est formée de deux pétales obtus, dont la forme rappelle souvent celle des ailes, mais qui sont plus larges et soudés par leur bord antérieur. Dans quelques rares espèces (*Genista æthnensis*, *Saharæ*, *carinalis*, *angulata*), la carène est courbée et un peu aiguë, mais dans le cas général elle est très obtuse et droite. Cette carène est munie comme les ailes de petites auricules, de pleuridies et de petites poches nectarifères ; tantôt elle est pendante, tantôt elle est dressée et contient les organes reproducteurs. Les dix étamines sont concrescentes par leurs filets en un tube entièrement clos. Elles sont inégales. Celles qui sont superposées aux pétales ont le filet plus long et portent une anthère ovale courte et versatile. Les étamines qui sont alternes avec les pétales ont le filet court, mais portent une anthère allongée, introrse, plus longue que dans le cas précédent. Ces anthères ont quatre sacs polliniques groupés par paire et s'ouvrant par des fentes longitudinales. Elles sont remarquables, dans la section *Gonocytisus*, par leurs extrémités barbues.

L'ovaire est sessile ; il contient des ovules uni ou bisériés, campylotropes, pendants, perpariétés, bitegminés (1). Le style est long, grêle, incurvé ou recourbé, jamais enroulé ; le stigmate terminal est le plus souvent oblique. Le légume, suivant les cas, est de forme différente. Chez les *Sténocarpées*, il est oblong, allongé, quelquefois très étroit, beaucoup plus long que le calice, aplati sans épaississements sur les bords. Il s'ouvre par deux valves et contient de nombreuses graines. Les *Brachycarpées* ont un légume ovale, court, aplati, muni d'un bec aigu, oblique ; ce fruit ne contient qu'une ou deux graines, il s'ouvre, comme dans le cas précédent, par deux valves. Le légume des *Sphærocarpées* ne contient, lui aussi, qu'une ou deux graines, il est sphérique, indéhiscent ou presque, charnu, un peu coriace.

Les graines, lenticulaires, sont le plus souvent non strophiolées ; elles ont un strophiole chez les *Genista tinctoria*, *G. tridentata* et dans la section *Teline*. L'embryon courbe est inclus dans une couche mince d'albumen corné.

Les Genêts sont des arbrisseaux quelquefois très bas, épineux

(1) Voy. Van Tieghem, *L'œuf des Plantes considéré comme base de leur classification*, 1901.

ou inermes, très rameux, de port varié, souvent dénudés, éphédroïdes. Le plus souvent les rameaux, opposés ou alternes, striés ou anguleux, perdent vite leurs feuilles, mais les coussinets foliaires écailleux ou tuberculeux, marqués de trois petites côtes, persistent. Les feuilles, opposées ou alternes, sessiles ou pétiolées, uni- ou trifoliolées, n'ont pas de stipules, ou bien celles-ci sont minuscules en forme de dents ou d'aiguillons concrescents avec le coussinet et persistantes. Les folioles sont très rapidement caduques ou peuvent ne tomber qu'au début de l'hiver. Les fleurs, souvent très courtement pédicellées, sont terminales ou latérales, disposées en grappes, capitules, ou fascicules, sur de très jeunes ramules ou sur des rameaux. Tantôt le pédicelle naît à l'aisselle d'une feuille, tantôt à l'aisselle d'une bractée ; il porte presque toujours au sommet deux bractéoles latérales appliquées contre le calice.

Les Genêts habitent l'Europe, surtout dans sa partie méridionale, l'Asie Mineure et l'Afrique septentrionale.

2. — Caractères de morphologie interne.

Ces caractères nous seront fournis par la tige, la feuille, et surtout par la considération des rapports de la tige et de la feuille.

A. **Tige.** — 1° *Tige jeune. — Forme générale :* La tige est toujours munie de fortes côtes bien saillantes se ramenant aux trois types suivants :

1° Les côtes nombreuses sont larges, aplaties au sommet, serrées les unes contre les autres et séparées par des sillons étroits, très profonds, affectant en coupe la forme d'un Λ (sections *Retama*, *Retamospartum*, etc.).

2° Les côtes nombreuses sont larges, à tête arrondie, rétrécies à la base qui est un peu étranglée, séparées par des sillons étroits à leur orifice mais élargis vers le fond et affectant en coupe la forme d'un Ω (sections *Scorpioides*, *Spartioides*, etc.).

(1) Pour ne mettre en présence que des éléments comparables, à peu près au même degré de développement, quand nous effectuons des coupes dans de jeunes rameaux, nous les pratiquons toujours dans le troisième ou quatrième entre-nœud à partir du sommet.

3° Les côtes peu nombreuses (souvent cinq) sont arrondies, étroites, séparées par de larges sillons concaves donnant à l'ensemble de la coupe l'aspect d'une étoile (sections *Voglera*, *Phyllospartum*).

Poils et stomates : Les poils sont toujours localisés dans les sillons, où ils sont souvent très abondants : ils sont formés d'une file de trois cellules, les deux basales courtes et aplaties, la terminale très allongée à lumière souvent étroite. Le plus souvent l'allongement de la cellule terminale est dans le prolongement des deux basales : le poil est alors filiforme, mais quelquefois cet allongement se fait perpendiculairement à la direction des basales, soit de deux côtés à la fois, de sorte que le poil est bifurqué et se prolonge en deux bras latéraux (*Genista sphærocarpa*, *G. Boissieri*) soit d'un seul côté, et le poil est alors coudé et n'a qu'un seul bras (*Genista umbellata*, *G. Clavata*, *G. tridentata*).

Les stomates sont localisés comme les poils et protégés par eux : ils sont profondément enfoncés dans l'épiderme et souvent l'ostiole, petite, s'ouvre au fond d'un repli circulaire de la cuticule formant puits. Rarement (*G. falcata*, *G. Cupani*) on rencontre des cellules annexes différenciées.

Épiderme : Il est toujours simple. La cuticule est particulièrement épaisse, renforcée sur le sommet des côtés. La file des cellules régulières épidermiques est, dans certains cas (section *Genistella*), interrompue çà et là par de grosses cellules beaucoup plus grandes que les voisines, servant de réservoirs d'eau.

Écorce : Une espèce particulièrement adaptée contre la sécheresse, le *Genista Saharæ*, possède un exoderme différencié. L'écorce est d'épaisseur irrégulière : elle se réduit à deux ou trois assises incolores au sommet des côtes ; elle est beaucoup plus épaisse, souvent palissadique et en tout cas bourrée de grains de chlorophylle, en dedans des sillons.

L'endoderme n'a jamais de cadre subérisé, il est constitué par de grandes cellules à parois minces, toujours dépourvues de chlorophylle, remplies de grains d'amidon, qui se distinguent en outre le plus souvent des autres cellules corticales par leur orientation et leurs dimensions.

Stèle : La stèle présente deux types intéressants bien distincts :

1° La stèle est *ailée par le péricycle*, c'est-à-dire que le péricycle

envoie dans chaque côte une lame fibreuse reliée à la stèle par la base amincie et s'étendant, en s'élargissant, dans la côte, dont elle repousse l'écorce réduite alors à deux ou trois assises incolores au sommet (1). Les fibres péricycliques ont les parois très épaissies, peu lignifiées sauf dans leur lamelle moyenne, à ponctuations simples et lumière très étroite presque nulle.

2° La stèle, dans une côte sur deux, envoie une aile comme précédemment, mais, dans l'écorce des autres côtes, elle détache un faisceau libéroligneux, surmonté d'une formation fibreuse de même forme et constitution que l'aile péricyclique et entouré de toute part d'un endoderme net; cet ensemble destiné à la feuille constitue une méristèle complète. La course des méristèles corticales est variable : le plus souvent elle s'étend sur deux ou trois entre-nœuds.

Dans les deux cas les faisceaux libéroligneux, dans la stèle, sont en général en nombre double des côtes, et correspondent l'un à la côte, l'autre au sillon. Des paquets de fibres ligneuses souvent abondants les séparent.

La moelle est constituée par de grandes cellules polygonales, isodiamétriques, dont les parois restent minces, mais sont fortement lignifiées et ponctuées.

Périderme : Le périderme est tardif. Presque toujours, l'assise *phellogène* s'installe en dedans des épaississements fibreux du péricycle. Elle exfolie toute l'écorce et les faisceaux vasculaires et fibreux qu'elle contient. Avant l'exfoliation, Schulze (2) signale une digestion de la cellulose dans les parois très épaissies des fibres des ailes péricycliques.

Certaines espèces de *Voglera*, de *Phyllospartum*, ont un périderme épidermique qui, dans ce cas, fonctionne d'abord en dedans des sillons et arrondit la tige; puis les plages de liège se rejoignent en dehors des ailes fibreuses.

2° *Tige âgée.* — La tige âgée se réduit le plus souvent à une

(1) Lorsque nous parlons d'ailes et de méristèles envoyées par la stèle dans l'écorce, il n'y a pas, bien entendu, de pénétration d'une partie stélique dans des tissus préexistants. La différenciation s'est effectuée sur place au cours de développement de la tige. Cette manière de s'exprimer n'implique rien au sujet des origines, mais elle indique des rapports topographiques existant entre tissus différenciés.

(2) Schulze, *loc. cit.*, p. 16; 1901.

stèle volumineuse à bois très développé et très fibreux, entourée d'un liège abondant. Le liber est épais et contient quelquefois des sclérites plus ou moins développés. Les gros vaisseaux du bois, à ponctuations aréolées, sont accompagnés de trachéides et de cellules scléreuses, même dans le bois de printemps qui se distingue pourtant assez nettement du bois d'automne. Du reste cette structure du bois n'offre rien de particulier; elle rentre dans le type habituel des *Génistées*, étudié par de Bary (1), Saupe (2) et Solereder (3).

3° *Axe d'inflorescence.* — L'axe d'inflorescence a la même structure que le jeune rameau; pourtant il faut remarquer que dans les grappes non feuillées, les bractés ne prennent à la stèle qu'une seule méristèle séparée au nœud. Donc, il n'y a jamais de méristèles complètes dans l'écorce de l'axe d'inflorescence, même dans les espèces qui en ont dans l'écorce des rameaux.

4° *Piquants.* — Les épines sont des rameaux différenciés à contours réguliers, munis de nombreuses côtes larges et aplaties, séparées par d'étroits sillons en A. L'écorce est très mince : elle peut être pendant quelque temps assimilatrice. La stèle très réduite est remarquable par sa transformation presque complète en tissus fibreux très résistants. Elle est *ailée par le péricycle.* Les faisceaux libéroligneux sont petits, séparés par de puissants paquets de fibres très lignifiées. Les cellules médullaires sont grandes, très lignifiées, arrondies, laissant entre elles des méats; leurs parois sont toujours beaucoup plus épaissies que dans les cellules de la moelle des rameaux ordinaires. Quand elles portent des feuilles à la base, les épines peuvent contenir des méristèles complètes dans l'écorce ; elles n'en ont jamais, naturellement, au-dessus de l'insertion des premières feuilles.

B. **Feuille.** — 1° *Pétiole.* — La plupart des espèces ont les feuilles sessiles. Quand il existe, le pétiole présente tantôt une méristèle, tantôt trois méristèles plus ou moins accolées suivant le niveau où l'on effectue les coupes.

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 537; 1877.
(2) Saupe, *loc. cit.*, Flora, p. 300; 1887.
(3) Solereder, *Ueber den systematischen Werth der Holzstruktur bei den Dikotyledonen*, p. 108, 1885, et *Systematische Anatomie der Dikotyledonen*, p. 314; 1885.

2° *Limbe.* — La structure du limbe est peu variable et son anatomie comparée, faite en détail par Schulze (1), ne donne que peu de caractères remarquables.

Les poils sont semblables à ceux de la tige.

Les stomates, orientés chez un petit nombre d'espèces, sont situés surtout sur la face supérieure des feuilles qui, pour résister contre la sécheresse et éviter une trop grande transpiration, replient leurs folioles autour de la nervure médiane comme charnière et accolent les deux moitiés du limbe par leurs faces supérieures. Ces stomates sont plus ou moins enfoncés au-dessous du niveau de l'épiderme, se trouvant ainsi placés, comme ceux de la tige, au fond d'un puits cuticulaire (*G. acanthoclada*, *G. albida*, *G. cinerea*, etc.), ou des cellules annexes différenciées (*G. Cupani*, *G. falcata*, *G. triangularis*).

L'épiderme est protégé par une cuticule très épaisse ou bien il est papilleux; en général il gélifie les parois internes de ses cellules.

Le limbe présente une structure dissymétrique. Le parenchyme contient quelquefois des sclérites, et presque toujours de l'oxalate de calcium en petits cristaux ou petites aiguilles disséminés dans des cellules ordinaires. Ces cristaux ne sont jamais maclés en oursins.

Les faisceaux libéroligneux des grosses nervures sont souvent protégés par un arc sclérenchymateux épais, formé, comme dans la tige, de fibres péricycliques.

C. **Rapports de la tige avec la feuille.** — Les rapports de la tige avec la feuille sont très importants et donnent un caractère de premier ordre qui sépare les Genêts des Cytises.

Sauf dans les sections *Voglera* et *Phyllospartum*, la feuille prend à la stèle *trois méristèles complètes*. Son insertion peut intéresser trois côtes voisines ou deux seulement.

1° *L'insertion de la feuille intéresse trois côtes.*

α. La *stèle* est *ailée par le péricycle* sans autres complications. Au nœud cette stèle détache trois faisceaux libéroligneux correspondant aux trois côtes avec les ailes fibreuses péricycliques superposées qui forment les trois méristèles foliaires.

β. La tige présente, outre la *stèle ailée par le péricycle*, des

(1) Schulz, *loc. cit.*, 1901.

méristèles complètes dans l'écorce. La feuille s'insère alors entre deux côtes à méristèles, en face d'une côte à aile exclusivement fibreuse. Le faisceau libéroligneux médian abandonne la stèle au nœud même et avec l'aile péricyclique fibreuse superposée forme la méristèle foliaire médiane. La feuille prend en outre ses deux méristèles latérales aux deux côtes voisines où elles étaient déjà libres dans l'écorce et y avaient parcouru des chemins inégaux, souvent de deux entre-nœuds pour l'une et de trois pour l'autre. Ces parcours dans l'écorce sont du reste variables d'une espèce à l'autre et, quelquefois, dans la même espèce, d'un âge à l'autre (1).

2° L'*insertion de la feuille* peut n'*intéresser que deux côtes* au lieu de trois, dans certaines espèces dont les tiges contiennent des méristèles complètes dans l'écorce. La feuille reçoit encore, comme dans le cas précédent, trois méristèles complètes, mais elle prend à la stèle, pour former sa méristèle médiane, un faisceau libéroligneux correspondant à un sillon ; les méristèles latérales sont toujours fournies par les deux côtes voisines.

Dans le genre *Genista*, les espèces des sections *Voglera* et *Phyllospartum* méritent une place tout à fait à part, car la feuille ne prend à la tige, comme chez les Cytises, qu'une seule méristèle complète. Mais, là encore, il existe une différence essentielle n'offrant pas d'exception : la feuille s'insère en face d'une côte et elle reçoit le faisceaux libéroligneux correspondant à cette côte avec l'aile péricyclique qui le surmonte, tandis que dans les Cytises elle reçoit une méristèle médiane complète correspondant à un sillon, et en outre deux méristèles exclusivement fibreuses contenues dans les deux côtes entre lesquelles elle s'insère.

Cytisus.

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs de Cytises sont irrégulières, du type papilionacé. Le calice est vert et un peu coriace dans la plupart des cas, il est

(1) Van Tieghem, dans une Note *Sur les faisceaux libéroligneux corticaux des Viciées* (Bull. Soc. bot. de France, p. 135, 1884) arrive à la même conclusion en s'adressant à un autre groupe de plantes.

pourtant membraneux dans les espèces de la section *Sarothamnus*. Les cinq sépales qui le constituent sont concrescents à la base en un tube, long chez les *Wiborgia*, mais, en général, court ; ils se séparent au sommet, les deux supérieurs formant le labre, les trois inférieurs le labiole. Les deux sépales supérieurs sont soudés entre eux jusqu'au sommet et, sauf dans les *Cytisus tribracteolatus* et *Cytisus orientalis* qui marquent une tendance à se rapprocher de la forme caractéristique des Genêts, le labre constitué par eux est entier ou terminé par deux petites dents aiguës courtes. Les trois sépales formant le labiole sont, eux aussi, soudés ensemble presque jusqu'au sommet.

Le calice, suivant les espèces, reste longtemps fixé au pédoncule et se retrouve encore à la base du fruit mûr, ou bien il se coupe transversalement vers le milieu et la partie supérieure tombe de bonne heure.

La corolle papilionacée, de couleur jaune, quelquefois blanche ou rouge, se détache tout de suite après la fécondation ou persiste, de telle sorte que les pétales flétris entourent encore la base du fruit mûr.

Les pièces de la corolle sont fixées au réceptacle par des onglets étroits, plus courts que le calice, souvent plus ou moins concrescents avec le tube des étamines. L'étendard est ovale, redressé et réfléchi en arrière, avec une nervure médiane saillante sur la face dorsale.

Les deux ailes latérales ont un limbe un peu oblique, ovale, quelquefois très étroit, obtus, muni comme chez les Genêts d'une auricule tournée vers l'axe, située dans le voisinage de l'onglet et d'une pleuridie quelquefois très étendue. La carène, plus longue ou plus courte que l'étendard, est formée de deux pétales soudés par leur bord externe. Elle est très courbée et son extrémité est un peu aiguë, mucronée ou très courtement acuminée. Exceptionnellement (*C. orientalis*), elle est droite et obtuse comme chez les Genêts. Tantôt cette carène est pendante, tantôt elle reste dressée et contient les organes reproducteurs.

L'androcée est identique à celui des Genêts; les dix étamines

(1) Linné, *Genera plant.*, 1753, du nom grec de la plante : Κύτισος.

qui le constituent sont concrescentes par les filets, en un tube entièrement clos.

L'ovaire est sessile, il contient des ovules campylotropes, pendants, perpariétés bitegminés comme chez les Genêts. Le style est incurve et glabre; par exception, chez les espèces de la section *Sarothamnus*, il est velu et enroulé. Le stigmate est droit ou oblique.

Le légume, plus ou moins aplati, comprimé, est de forme ovale; il s'ouvre par deux valves.

Les graines lenticulaires sont strophiolées, sauf dans les espèces de la section *Lembotropis*.

Les Cytises sont des arbrisseaux très rameux, rarement épineux (*Wiborgia*), portant des feuilles tantôt trifoliolées et pétiolées, tantôt unifoliolées, sessiles. Souvent, il n'y a pas de stipules; quand elles existent, elles sont minuscules, mais on peut les distinguer longtemps après la chute des feuilles, car elles persistent sur la tige de chaque côté des coussinets foliaires.

Les fleurs sont latérales, à l'aisselle de feuilles ou de bractées étroites, aiguës, tombant rapidement; elles forment des inflorescences variées, grappes, capitules, courtes ombelles.

Les Cytises habitent l'Europe, surtout dans la région méditerranéenne, l'Asie Mineure, l'Afrique boréale et les Canaries.

2. — Caractères de morphologie interne.

Nous considérerons comme dans le genre précédent la tige la feuille et les rapports de la tige et de la feuille.

A. **Tige**. — 1° *Tige jeune*. — En coupe transversale dans le milieu d'un entre-nœud, la tige présente comme forme générale les mêmes types que chez les Genêts avec des côtes larges et serrées séparées par d'étroits sillons en Λ ou en Ω (*Cytisus Ardoini*, *C. multiflorus*, *C. purgans*, *C. arboreus*, *C. catalaunicus*). Mais le type de coupe de beaucoup le plus fréquent chez les Cytises se présente sous l'aspect d'une étoile à branches courtes arrondies et étroites.

Dans la section *Wiborgia* beaucoup d'espèces présentent des côtes très peu marquées ou même complètement nulles; la coupe de la tige prend alors un contour circulaire.

Poils et stomates. — Les poils sont, comme chez les Genêts, formés de trois cellules superposées en une file, les deux inférieures aplaties, la supérieure allongée. On ne trouve de poils bifurqués, à deux bras, que chez les *Cytisus glabrescens* et *nigricans*. Les stomates n'offrent pas de différenciation spéciale ; quelquefois leur ostiole s'ouvre au fond d'un puits cuticulaire profond.

Fig. 9. — Coupe schématique du nœud du *Cytisus nigricans*, — *a*, poils ; *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *g*, bourgeon ; *p*, fibres ; *b*, bois ; *l*, liber ; *m*, moelle.

L'épiderme et l'écorce se présentent comme chez les Genêts, mais la stèle offre des particularités que l'on doit remarquer.

Stèle. — Cette stèle présente beaucoup moins de variations que dans le genre *Genista*, car il n'y a jamais de méristèles dans l'écorce.

1° *La stèle est ailée par le péricycle.* — Chaque côte bien développée, large et saillante, contient alors une expansion fibreuse du péricycle qui atteint presque le sommet de la côte et s'amincit dans sa partie médiane. Mais cette structure est particulière à certaines espèces de *Spartocytisus*, et aux *Cytisus purgans* et *Ardoini*.

2° La tige présente en coupe le même aspect que dans le cas qui précède, mais les expansions fibreuses du péricycle se sont séparées dans leur partie médiane. La partie supérieure de chaque aile est isolée dans l'écorce et entourée d'endoderme bien différencié constituant dans chaque côte une *méristèle incomplète* exclusivement *fibreuse* (1).

3° Les enclaves fibreuses dans l'écorce des espèces de la section *Wiborgia* sont très réduites et peuvent même ne pas exister du tout. La stèle alors est cylindrique, entourée d'un péricycle normal sans ailes fibreuses et la tige ne présente aucune méristèle dans l'écorce.

(1) Voy. Van Tieghem, *Sur les diverses sortes de méristèles corticales de la tige* (Ann. Sc. nat., 9e série, Bot., I, p. 33, 1905), et *Sur la stèle ailée de la tige de quelques Légumineuses* (Journ. de Bot., 19e année, n° 10, p. 189 ; 1905).

Les faisceaux libéroligneux des jeunes rameaux de Cytises sont du type ordinaire. Quant à la moelle, elle est, dans la grande majorité des cas, lignifiée comme celle des Genêts.

Périderme. — Le périderme est tardif. Au contraire des Genêts, il se constitue le plus souvent dans l'épiderme, en dehors des méristèles fibreuses ; pourtant il est quelquefois situé à l'intérieur de celles-ci, dans le péricycle.

1° *Tige âgée.* — La tige âgée présente le même aspect que celle des Genêts. Il faudra pourtant noter dans les *Cytisus Ardoini* et *Sauzeanus*, les *trachéides doliformes*, signalées par Briquet (1), établissant des communications vasculaires tangentielles au travers des rayons médullaires.

3° *Axe d'inflorescence.* — Les axes d'inflorescences ont la même structure que les rameaux.

4° *Piquants.* — Les piquants sont rares chez les Cytises : on n'en trouve que dans certaines espèces de la section *Wiborgia*. Ils ont alors la même constitution que ceux des *Genista*.

B. **La feuille**. — 1° *Pétiole.* — Le pétiole ne peut donner aucune indication au point de vue systématique, car dans une même espèce il présente, suivant la hauteur à laquelle on effectue des coupes transversales, des structures différentes. Tantôt il a une méristèle, tantôt il en a trois.

2° *Limbe.* — La constitution du limbe, chez les Cytises, offre très peu de variations (2).

Les poils sont semblables à ceux de la tige.

Les stomates sont disposés sans règle sur les deux faces du limbe ; pourtant on en trouve en général davantage sur la face inférieure. Quelquefois même, les stomates manquent tout à fait sur le dessus de la feuille (*C. linifolius*, *C. triflorus*, *C. elongatus*), mais cela est exceptionnel. Ils n'offrent aucun type spécial et sont peu enfoncés dans l'épiderme. Ce dernier est tantôt recouvert d'une cuticule épaisse, tantôt papilleux. Souvent la paroi interne des cellules est gélifiée.

Le limbe dorsiventral contient dans des cellules non spécialisées de l'oxalate de calcium qui se présente en petits cristaux

(1) Briquet, *loc. cit.*, p. 79 ; 1894.

(2) Consultez l'étude détaillée de la structure du limbe des Cytises faite par Rauth, *loc. cit.*, 1901.

prismatiques, cubiques ou allongés en aiguilles, quelquefois réunis en petits faisceaux, mais jamais mâclés en oursins.

C. **Rapports de la feuille et de la tige**. — Si nous effectuons une série de coupes transversales dans la région du nœud des rameaux de Cytises, nous constatons que l'insertion de la feuille présente beaucoup moins de variations, d'une espèce à l'autre, que dans le genre *Genista*. En effet, cette feuille s'insère toujours entre deux côtes, vis-à-vis d'un sillon. Elle ne prend à la tige que le faisceau libéroligneux correspondant au sillon, et, latéralement, deux méristèles exclusivement fibreuses qui se trouvaient libres dans l'écorce des deux côtes. Le faisceau libéroligneux destiné à la feuille se sépare de la stèle au nœud même, s'élargit beaucoup, toujours coiffé de l'arc fibreux péricyclique qui lui était superposé dans la stèle et qui l'accompagne toujours. Puis, faisceau vasculaire et arc fibreux passent dans le pétiole fournissant l'unique méristèle foliaire complète. Pendant ce temps les deux côtes voisines se sont étirées, et la méristèle fibreuse que chacune d'elles contient peut se comporter alors de deux façons différentes suivant les cas.

1° Le plus souvent cette méristèle se divise en deux méristèles égales : l'une reste dans la tige, s'épaissit et, un peu plus haut que le nœud, remplit le sommet de la côte réparatrice ; l'autre passe au pétiole qu'elle renforce et consolide latéralement.

2° Quelquefois cette méristèle fibreuse passe tout entière, sans se diviser, dans les portions latérales du pétiole : elle est alors réparée, au-dessus du nœud, par une aile péricyclique qui se sépare de la stèle à sa base.

Dans le pétiole, à des hauteurs différentes suivant les espèces, et souvent même suivant les individus, le faisceau libéroligneux de la méristèle foliaire médiane détache à ses deux extrémités de petits faisceaux vasculaires formant de petites méristèles complètes destinées aux folioles latérales.

Argyrolobium (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs irrégulières d'*Argyrolobium* ont un calice soyeux, argenté, profondément divisé en deux lèvres qui sont en général

(1) Eckl. et Zeyh., *loc. cit.*, 1835, αργυρος, argent ; λόβιον, gousse.

beaucoup plus longues que le tube calicinal. Le labre est formé de deux sépales, libres à leur extrémité sur une longueur variable, formant tantôt deux lobes divisés par un sinus profond, tantôt deux petites dents aiguës, présentant ainsi tous les intermédiaires entre le labre des Genêts et celui des Cytises. Les sépales étroits qui constituent le labiole sont libres à leur sommet. La corolle est papilionacée, soyeuse, petite. L'étendard ovale, large, étalé, est plus long que la carène. Celle-ci est formée de deux pétales soudés antérieurement, courbés comme chez les Cytises, avec le sommet arrondi, sans bec aigu. Les ailes sont oblongues, un peu obliques, munies chacune, comme les pétales de la carène, d'une auricule et d'une pleuridie.

Les dix étamines sont concrescentes par le filet en un tube entièrement clos. Pourtant ce tube est exceptionnellement fendu jusqu'à la base, du côté de l'axe, chez quelques espèces (*A. speciosum*, *A. longifolium*, *A. tuberosum*) qui pour cette raison méritent d'être écartées de ce genre, et placées à la suite des *Crotalariées*.

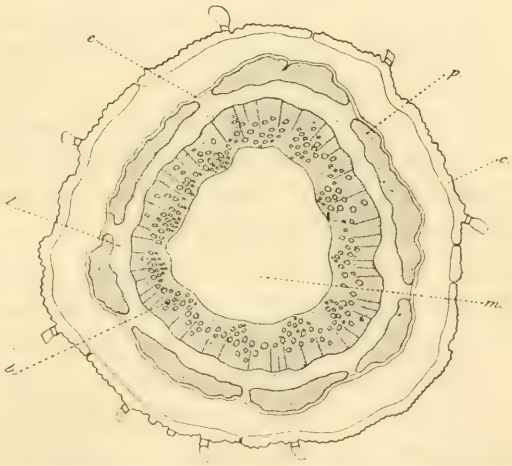


Fig. 10. — Coupe schématique de tige d'*Argyrolobium Linnæanum*. — *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *p*, fibres ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

L'ovaire, sessile, contient de nombreux ovules campylotropes ; le style est glabre et courbé, le stigmate oblique. Le légume oblong, étroit, soyeux ou velu, jamais glanduleux, contient des graines dépourvues de strophiole.

Chez les espèces de la section *Chasmone*, le légume est cylindrique et les graines situées dans une cavité unique. Dans la section *Eremolobium*, le fruit est bosselé et les graines séparées entre elles par de minces cloisons.

Les *Argyrolobium* sont des plantes herbacées, ou de petits

arbrisseaux, dont les rameaux sont le plus souvent velus ou duvetés, et portent des feuilles trifoliolées, munies à la base de stipules libres.

Les fleurs jaunes, terminales ou latérales, opposées aux feuilles, sont en grappes (section *Fruticosæ*), en ombelles (section *Involucratæ*), ou solitaires, munies d'un long pédicelle portant bractées et bractéoles petites (section *Pedunculares*) ou au contraire sessiles (section *Brevipes*).

Les *Argyrolobium* habitent l'Afrique australe et la région méditerranéenne. Les espèces de la section *Chasmone* se rencontrent dans la région du Cap, celles de la section *Eremolobium* habitent surtout l'Asie Mineure et les bords de la Méditerranée, mais on en trouve aussi au Cap.

2. — Caractères de morphologie interne.

A. **Tige**. — La tige est cylindrique et ne présente pas de côtes.

L'épiderme, tantôt revêtu d'une cuticule très épaisse, tantôt d'une cuticule plus mince, est quelquefois papilleux. Il porte de nombreux poils simples. Les stomates sont profondément enfoncés dans l'épiderme.

L'écorce, épaisse de sept à neuf assises de cellules irrégulières, arrondies, ne contient pas d'enclaves. L'exoderme est parfois différencié en une assise de cellules régulières aplaties. La stèle est cylindrique, volumineuse; le péricycle se différencie en une dizaine d'arcs épais; les faisceaux libéroligneux sont d'abord formés de vaisseaux à lumière étroite, séparés par des paquets de fibres; puis la couche ligneuse s'épaissit rapidement. Le bois est alors très dense, présentant de gros vaisseaux disséminés çà et là. La moelle, volumineuse, est d'abord lignifiée dans sa région périphérique ; la partie centrale reste longtemps parenchymateuse.

Le périderme se forme dans les assises profondes de l'écorce, mais en dehors des fibres du péricycle.

Cette structure est commune à tous les *Argyrolobium* et se retrouve même chez les espèces dont le tube des étamines est fendu du côté de l'axe.

B. **Feuille**. — La feuille est du type Cytise ; elle n'offre rien de remarquable.

C. **Rapports de la tige avec la feuille**. — Au nœud, la feuille reçoit trois faisceaux libéroligneux détachés en même temps à ce niveau, avec les arcs de fibres du péricycle superposés. Mais on peut remarquer que la base du pétiole, flanquée de deux stipules, est large et embrasse un peu la tige ; aussi les deux méristèles foliaires latérales se détachent de la stèle en deux points très éloignés du lieu de séparation de la méristèle médiane.

Ulex (1).

I. — Caractères de morphologie externe.

Le calice des *Ulex* est papyracé et coloré. Les deux sépales supérieurs sont concrescents jusqu'au sommet en un labre long et aigu, terminé par deux petites dents ; les trois sépales inférieurs formant le labiole sont plus ou moins libres au sommet. Le tube du calice est très court ou nul, car les deux lèvres sont séparées entre elles par des fentes qui vont presque jusqu'au réceptacle.

La corolle est papilionacée. Les pétales, fixés par des onglets courts, sont à peu près égaux. L'étendard est ovale ; la carène et les ailes sont oblongues et obtuses. Le style est filiforme ; il se recourbe et se termine par un stigmate droit. Le légume est ové ou oblong, comprimé ou cylindrique ; il dépasse peu le calice. Les graines sont munies de strophioles.

Les *Ulex* sont des arbustes dont les ramules sont transformés en épines très acérées. Les feuilles primordiales sont trifoliolées, bientôt réduites à des phyllodes coriaces, rigides et épineux, sans stipules. Les fleurs, jaunes, sont solitaires ou groupées en courtes grappes au sommet des rameaux ; elles prennent naissance à l'aisselle d'épines ou de phyllodes.

Les bractées, situées à la base du pétiole, sont petites, les bractéoles, appliquées contre le calice, sont étroites, courtes, mais elles n'existent pas chez toutes les espèces.

(1) Linné, *Syst.*, 1735, du grec ὑλη, broussaille, ou du latin *uligo*, marais

Les *Ulex* des sections *Sauracanthus* Link (1) et *Nepa* Webb habitent l'Espagne et le Portugal. Dans la section des *Euulex*, l'espèce *europæus* Linné est caractéristique des landes de toute la région occidentale de l'Europe moyenne; il est naturalisé à Sainte-Hélène, au Cap et en Australie. De même, l'*Ulex nanus* Forst. et l'*Ulex Gallii* Planch. sont spontanés depuis la Grande-Bretagne, à travers la France jusqu'en Espagne. Ils sont naturalisés au sud du Brésil.

2. — Caractères de morphologie interne.

A. **Tige**. — La tige des *Ulex* présente, en coupe transversale dans l'entre-nœud, des côtes très marquées, très saillantes, dont le nombre augmente dans le cours du développement de la tige. Les stomates et les poils sont localisés dans les sillons. Ces poils sont quelquefois très longs, du type ordinaire, formés par trois cellules superposées unisériées. La cuticule est épaissie, renforcée sur les sommets des côtes. L'écorce, mince, très chlorophyllienne, est limitée vers l'intérieur par un endoderme bien différencié et très net.

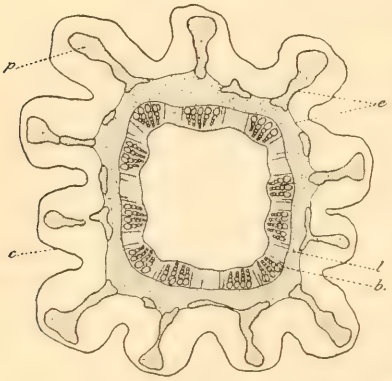


Fig. 11. — Coupe schématique d'un rameau très jeune d'*Ulex europæus*. — *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, *liber*; *b*, bois.

La stèle est très volumineuse. Le bois, dense, comprend des faisceaux de vaisseaux à lumière étroite alternativement grands et petits, séparés entre eux par des paquets épais de fibres. Les grands faisceaux correspondent aux côtes. La partie du péricycle superposée se prolonge dans l'écorce de chaque côte en une grande aile fibreuse qui touche presque l'épiderme au sommet des côtes. Les petits faisceaux sont situés en dedans des sillons, coiffés d'un petit arc mince de péricycle fibreux. La moelle est très développée et lignifiée.

(1) Pour la division des *Ulex* en sections, voyez Taubert dans Engler, *loc. cit.*, p. 238; 1893.

Le périderme se forme en dedans des ailes et des arcs fibreux, dans le péricycle ; il exfolie toute l'écorce et donne à la tige un contour cylindrique.

B. **Feuille**. — Les poils tecteurs des premières feuilles, comme ceux des phyllodes à sommet épineux, sont du type ordinaire chez les *Génistées*, formés de trois cellules unisériées. Les stomates sont remarquables car ils ont leur ostiole orientée parallèlement à la nervure médiane de la feuille. Le parenchyme vert est dissymétrique. Les faisceaux libéroligneux des nervures principales sont protégés par un arc épais de fibres péricycliques.

L'oxalate de calcium est disséminé dans le parenchyme ; il forme des petits cristaux cubiques dans des cellules non différenciées.

C. **Rapports de la tige avec la feuille**. — Au nœud, la feuille s'insère en face d'une côte ; elle ne reçoit de la tige qu'une seule méristèle complète, formée par l'aile ou la méristèle exclusivement fibreuse contenue dans la côte et le faisceau libéroligneux correspondant situé en dessous, dans la stèle.

Spartium (1).

I. — Caractères de morphologie externe.

La seule espèce qui constitue ce genre possède un calice très caractéristique. Il est fendu du côté de l'axe, jusqu'à sa base, et les cinq sépales qui le constituent sont déjetés vers le bas, concrescents jusqu'au sommet en une longue lèvre terminée par cinq petites dents aiguës et courtes. La corolle papilionacée est grande. L'étendard est ample, large, redressé. Les ailes sont ovales. La carène est courbée, aussi longue que l'étendard. Les deux pétales qui la constituent ne se soudent pas antérieurement, ils restent distincts. Ils sont munis au sommet d'un petit bec aigu, court, tourné vers le sol.

Les étamines sont soudées par les filets en un tube clos.

Le légume est très allongé et très étroit, compressé, un peu bosselé. Il est d'abord soyeux puis il perd son indument et devient glabre, noir et luisant. Il contient une quinzaine

(1) Linné, *Genera*, 1737, du grec σπαρτον, corde, car l'écorce filamenteuse sert à faire des liens.

de graines ovoïdes, luisantes, jaunâtres, dépourvues de strophiole.

Le *Spartium junceum* L. est un arbrisseau élevé. Ses longs rameaux flexibles sont rapidement dénudés. Les feuilles, rares, sont sessiles et unifoliolées, sans stipules. Des grappes courtes, formées de grandes fleurs jaunes et odorantes, terminent les jeunes rameaux.

Cette espèce habite les coteaux arides de l'Europe méridionale, de l'Asie occidentale et de l'Afrique septentrionale, jusqu'aux Canaries. Elle est souvent cultivée dans les jardins et naturalisée dans un grand nombre de localités de l'Amérique du Sud.

2. — Caractères de morphologie interne.

1° **Tige** (1). — Sectionnons transversalement un entre-nœud de jeune rameau. La coupe ne présente ni côtes ni sillons, mais les contours en sont festonnés. Les poils sont formés d'une file simple de trois cellules superposées. Les stomates sont nombreux et enfoncés au-dessous du niveau de l'épiderme. Celui-ci est simple et revêtu d'une cuticule épaisse.

L'écorce est palissadique dans sa région externe, et très riche en chlorophylle : elle est limitée vers l'intérieur par un endoderme amylacé formé de cellules régulières bien distinctes.

La stèle est très volumineuse ; le péricycle envoie dans l'écorce un grand nombre d'ailes fibreuses dont le sommet est séparé de l'épiderme par une ou deux assises de cellules corticales. La partie moyenne de ces ailes est amincie et très souvent coupée en deux par l'endoderme, qui isole ainsi une méristèle de fibres dans l'écorce.

A chaque aile ou méristèle péricyclique correspond dans la stèle un faisceau libéroligneux large. Dans chaque intervalle entre les gros faisceaux, en dessous d'un arc mince de fibres du péricycle, se trouve un faisceau plus petit.

La moelle est très volumineuse. Les grandes cellules médullaires sont parenchymateuses : leurs parois très minces se

(1) Voy. à ce sujet les descriptions de Bonnier et Leclerc du Sablon, *Cours de Botanique*, p. 175, 1901, et Van Tieghem, *loc. cit.* (Morot, Journ. de Bot., p. 191 ; 1905).

résorbent dans le cours du développement et la tige âgée présente une grande lacune centrale.

Le liège, mince et comprimé, se forme en dessous de l'épiderme.

2° **Feuille**. — La feuille est sessile. Sur le limbe, les poils sont tricellulaires, unisériés, et les stomates n'offrent pas de distribution spéciale. L'épiderme est papilleux sur la face supérieure; il est gélifié vers l'intérieur.

Le parenchyme vert contient de l'oxalate de calcium en cristaux très petits.

3° **Rapports de la feuille avec la tige**. — La feuille prend à la tige trois méristèles complètes détachées de la stèle au nœud même. Elle s'insère en face d'une aile fibreuse, elle reçoit le large faisceau libéroligneux correspondant à cette aile et les deux faisceaux beaucoup plus petits juxtaposés.

Hypocalyptus (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs des *Hypocalyptus* sont irrégulières; les cinq sépales, courts et concrescents presque jusqu'au sommet, forment un calice campanulé, large, un peu invaginé à la base, se terminant par cinq dents aiguës presque semblables. La corolle est papilionacée, glabre. L'étendard est ovale, large, mucroné, et fixé par un court onglet calleux sur sa face interne. Les deux ailes sont oblongues et obtuses. La carène courbée, obtuse, est plus courte que l'étendard; elle est formée de deux pétales soudés par le bord antérieurement, munis comme chez les Genêts et les Cytises d'une petite auricule tournée vers l'axe, et d'une poche à nectar.

Les dix étamines sont concrescentes en un tube entièrement clos. L'ovaire, courtement stipité, contient de nombreux ovules; son style glabre et courbé est surmonté d'un stigmate terminal.

Le légume, glabre, luisant, est étroit, comprimé, bosselé. La base est atténuée, légèrement stipitée, le sommet aigu, prolongé en un bec court. Il contient trois à six graines grosses et strophiolées.

(1) Thunberg, *Prod. Fl. Cap.*, 1800.

Les *Hypocalyptus* sont des arbrisseaux ou petits arbres dont les rameaux nombreux portent des feuilles grandes et rapprochées, trifoliolées, pétiolées, munies de deux stipules libres en forme d'aiguillons très aigus. Les fleurs, lilas ou pourpres, sont groupées en grappes terminales formant souvent des panicules. Le pédicelle est muni de bractées et bractéoles étroites et très aiguës. Ce genre ne contient qu'une seule espèce, l'*Hypocalyptus cordifolius* (L.) Taubert qui croît dans l'Afrique australe.

2. — Caractères de morphologie interne.

1° **Tige**. — La coupe faite transversalement dans le milieu de l'entre-nœud d'un *Hypocalyptus* présente des bords ondulés. On distingue à peine des côtes peu saillantes, étroites, séparées par de larges sillons. L'épiderme est glabre et les stomates, un peu enfoncés, n'ont pas de localisation spéciale. L'écorce est d'épaisseur constante, elle est formée de cellules parenchymateuses ordinaires contenant beaucoup de chlorophylle et, çà et là, des aiguilles d'oxalate de calcium, et de cellules un peu plus développées, dont le contenu est de couleur brune.

Les nombreux faisceaux libéroligneux sont coiffés d'un arc épais de fibres péricycliques : ceux qui sont situés sous les côtes ont leur arc plus épaissi que ceux qui correspondent aux sillons ; mais ces arcs ne font que très peu saillie dans l'écorce et la stèle reste presque cylindrique.

La moelle, volumineuse, est lignifiée.

Le périderme se forme sous l'épiderme, le liège est comprimé en une couche mince.

2° **Feuille**. — Les poils tricellulaires unisériés n'existent qu'au début du développement ; les feuilles adultes sont rapidement glabres. Les stomates, un peu enfoncés, sont irrégulièrement distribués. L'épiderme est papilleux ; le parenchyme dissymétrique contient, dans les cellules à chlorophylle, de l'oxalate de calcium formant de petits cristaux en aiguilles.

Les nervures principales sont volumineuses, car leurs faisceaux libéroligneux sont protégés par des arcs péricycliques très épais.

3° **Rapports de la tige avec la feuille**. — Par des

coupes transversales faites en série dans la région du nœud on met en évidence le mode d'insertion de la feuille. Celle-ci prend à la stèle, au nœud même, trois méristèles complètes, la médiane un peu plus importante que les latérales.

Loddigesia (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Le genre *Loddigesia* comprend une seule espèce, le *Loddigesia oxalidifolia* Sims, très voisine des *Hypocalyptus*.

La fleur diffère de celle des *Hypocalyptus* seulement par l'étendard, qui est court. Cet étendard peut être un peu moins long ou moitié moins long que la carène, mais il ne l'égale jamais.

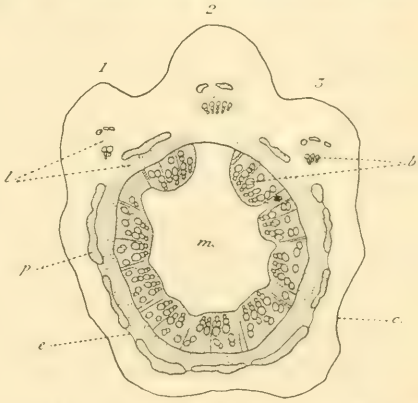


Fig. 12. — Schéma de la structure de la tige du *Loddigesia oxalifolia*. — 1, 2, 3, faisceaux passant à la feuille; *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

Le légume est ovale, lancéolé, comprimé, un peu épaissi sur les bords ; il contient quelques graines strophiolées.

Ces *Loddigesia* sont des sous-arbrisseaux ressemblant en plus petit aux *Hypocalyptus*. La feuille est trifoliolée, brièvement pétiolée, et stipulée. Les folioles, larges, sont inégales, la médiane plus grandes que les latérales.

Les fleurs, roses ou blanches, sont disposées en courtes grappes terminales.

Cette espèce habite le Cap.

2. — Caractères de morphologie interne.

La structure anatomique des *Loddigesia* est semblable à celle des *Hypocalyptus*, pour la tige comme pour la feuille, mais il n'y a pas de cristaux d'oxalate de calcium, et le chlorenchyme est homogène.

(1) Sims, *Bot. Mag.*, 1808.

Erinacea (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Les *Erinacea* ont une fleur papilionacée. Les cinq sépales sont concrescents entre eux presque jusqu'au sommet et forment un calice membraneux, renflé, couronné par cinq dents égales, courtes. Ce calice persiste à la base du fruit mûr.

Les pétales, étroits, sont longuement onguiculés ; les étamines sont soudées par leur filet en un tube clos; le stigmate est capité ; le légume, oblong, linéaire, sessile, velu, argenté, contient quatre à six graines sans strophioles.

Les *Erinacea* sont des abrisseaux formant des buissons arrondis, très serrés, de 10 à 30 centimètres. L'extrémité de chaque rameau est changée en très forte épine, plus longue et plus forte que dans tous les autres genres de *Génistées*. Les feuilles, peu nombreuses, ont une, quelquefois trois folioles petites, pubescentes, soyeuses, vite détachées de la tige. Les fleurs, disposées en petites grappes axillaires de une à trois fleurs, grandes, bleu violacé, ont un pédoncule court, portant bractées et bractéoles, petites, foliacées.

Ces plantes préfèrent les lieux arides des hautes montagnes.

Elles habitent dans les Pyrénées Orientales, en Espagne, en Algérie, en Tunisie, et peut-être en Corse.

2. — Caractères de morphologie interne.

Le genre *Erinacea* ne contient qu'une seule espèce qui présente les caractères anatomiques suivants :

A. **Tige** (2). — La coupe transversale de l'entre-nœud montre de fortes côtes très saillantes, larges et aplaties au sommet, serrées les unes contre les autres et séparées par des sillons profonds et étroits, où sont localisés les poils et les stomates.

Les poils sont bifurqués, à cellule terminale à deux bras latéraux.

(1) Adanson, *Fam. de Pl.*, 1763 (*erinaceus*, hérisson).
(2) Voy. Van Tieghem, *loc. cit.* (Journ. de Bot., p. 185; 1905).

Les stomates sont très enfoncés au-dessous du niveau de l'épiderme et l'ostiole s'ouvre au fond d'un profond puits cuticulaire.

La cuticule est extrêmement épaisse, même dans les sillons. L'écorce, réduite à deux ou trois assises aplaties sans chlorophylle au sommet des côtes, est au contraire épaisse, parenchymateuse, très chlorophyllienne en dedans des sillons.

Le stèle est ailée par le péricycle : celui-ci s'étend, dans chaque côte, en une aile fibreuse très forte, élargie en éventail au sommet. En dedans de chaque sillon il y a un petit arc mince péricyclique. Les faisceaux libéroligneux sont séparés par de gros paquets de fibres ligneuses. La moelle est formée de grandes cellules dont les parois restent minces, mais fortement lignifiées.

Le périderme est tardif. Il prend naissance dans l'épiderme et fonctionne alors en dedans des sillons qu'il efface, avant de se développer sur le sommet des côtes.

B. **Feuille**. — 1° *Pétiole*. — Le pétiole, dont les bords sont concrescents à la base avec la tige, est creusé d'une poche gemmaire ouverte à la partie supérieure, contenant les bourgeons qui sont au nombre de deux, un grand, supérieur, un petit situé en dessous.

2° *Limbe*. — Les poils et les stomates sont de même nature et de même forme que ceux de la tige. L'épiderme est gélifié. Le parenchyme est dissymétrique. Les nervures ne sont pas saillantes, car les faisceaux libéroligneux ne sont pas protégés par des arcs fibreux péricycliques. Le plus souvent, la feuille ne contient pas de cristaux d'oxalate de calcium.

C. **Rapports de la feuille avec la tige**. — L'insertion de la feuille intéresse trois côtes voisines. Au nœud, la stèle détache trois faisceaux libéroligneux, correspondant à ces trois côtes, formant avec les ailes fibreuses péricycliques superposées trois méristèles. Mais, en outre, cette stèle détache les deux faisceaux libéroligneux correspondant aux sillons compris entre ces côtes. La feuille reçoit donc en tout cinq méristèles complètes.

Calycotome (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Dans les fleurs de *Calycotome*, les cinq sépales sont concrescents entre eux jusqu'au sommet, et forment un calice couronné de cinq dents courtes, qui reste complètement clos avant l'anthèse et contient les autres parties de la fleur. A la floraison, ce calice se coupe transversalement vers le milieu. La calotte supérieure se détache et tombe, permettant ainsi à la fleur de s'épanouir. La corolle est papilionacée. Les onglets des pétales sont courts, ils n'adhèrent pas au tube staminal. L'étendard est ovale, réfléchi. La carène, courbée, obtuse, est plus courte que les ailes. L'ovaire contient de nombreux ovules campylotropes, perpariétés, bitegminés ; il est surmonté d'un style arqué, glabre, muni d'un stigmate terminal, droit ou un peu oblique.

Le légume, souvent accompagné des restes marcescents du tube staminal, est assez large, oblong, comprimé, bivalve. La suture de ce fruit du côté de l'axe de l'inflorescence est très épaisse ou prolongée latéralement par deux petites ailes.

Les graines sont dépourvues de strophiole.

Les *Calycotome* sont des arbrisseaux à rameaux très épineux et portant de nombreuses feuilles pétiolées, trifoliolées pouvant avoir des stipules minuscules ou n'en point posséder. Les fleurs sont jaunes, par exception blanches. Elles naissent latéralement le long des rameaux, par petits groupes, au milieu d'un fascicule de feuilles. Le pédicelle est muni au sommet d'une large bractée tridentée, rarement entière.

Les *Calycotome* sont particuliers à la région méditerranéenne. Le *Calycotome spinosa*, par exemple, est fréquent dans la partie occidentale de cette région. Le *Calycotome villosa* y est moins abondant, mais son aire est plus vaste et on le rencontre jusqu'en Asie Mineure et en Palestine.

2. — Caractères de morphologie interne.

A. **Tige**. — En coupe transversale dans l'entre-nœud la tige présente des côtes, quelquefois très nombreuses, étroites et bien saillantes, séparées par des sillons larges.

(1) Link, *Schrad. Neues Journ.*, 1808; de Κάλυξ, calice; τομος, découpure.

Les poils et les stomates sont surtout abondants dans les sillons, mais sont fréquents sur les flancs des côtes, et même sur le sommet. Les poils sont bifurqués, à cellule terminale prolongée latéralement en deux bras.

La cuticule est épaisse. L'écorce est très mince, palissadique en dedans des sillons. Elle contient dans chaque côte une grosse méristèle incomplète, fibreuse, entourée d'endoderme.

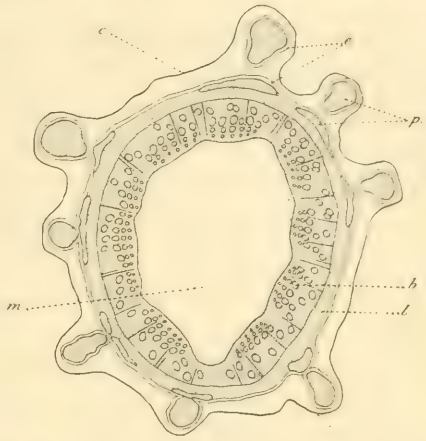


Fig. 13. — Schéma de la structure de la tige du *Calycotome spinosa*. — *c*, épiderme; *e*, épiderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

Ces méristèles fibreuses sont séparées de l'épiderme, vers l'extérieur, par deux ou trois assises de cellules corticales aplaties dépourvues de chlorophylle. La stèle cylindrique est énorme, car la moelle est très développée, comme chez les *Spartium*; elle est peu lignifiée. Les faisceaux du bois sont nombreux et larges, des paquets de fibres ligneuses les séparent.

Le périderme se forme dans le péricycle.

B. **Feuille**. — 1° *Pétiole*. Le pétiole présente tantôt une, tantôt trois méristèles, suivant qu'on examine des coupes faites à sa base ou à son sommet.

2° *Limbe*. — Les poils sont les mêmes que ceux de la tige. Les stomates sont enfoncés dans l'épiderme, ils sont plus abondants sur la face supérieure de la feuille. Sur cette face, l'épiderme est papilleux.

Le parenchyme vert contient de petits cristaux d'oxalate de calcium; il est dissymétrique. Les grosses nervures, sauf dans le *Calycotome villosa* Link, ont leurs faisceaux libéroligneux protégés par un arc épais de fibres péricycliques.

C. **Rapports de la feuille avec la tige**. — Au nœud, comme chez les Cytises, la feuille prend à la tige une seule méristèle complète, médiane, et deux méristèles incomplètes, exclusi-

vement fibreuses. Cette feuille s'insère entre deux côtes qui lui fournissent ses méristèles fibreuses latérales.

Podocytisus (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Boissier institua ce genre sur une espèce de *Laburnum*, le *Laburnum caramanicum* Benth. et Hook. (2), qui présente une inflorescence et un fruit remarquables. La fleur rappelle en tous points celle des *Laburnum* : le calice, glabre, membraneux, court, campanulé, se termine en deux lèvres courtes, écartées, terminées l'une par deux, l'autre par trois dents courtes. La corolle jaune est papilionacée. Le légume, très aplati, foliacé, atténué à sa base, est peu déhiscent. La nervure du fruit du côté de l'axe est fortement épaissie, et du côté opposé la suture est ailée latéralement. Les graines sont dépourvues de strophiole.

Le *Podocytisus caramanicus* Boiss. et Heldr. est un grand arbrisseau glabre, inerme, dont les rameaux d'un vert glauque portent des feuilles sans stipules, longuement pétiolées, sauf les supérieures qui sont presque sessiles, trifoliolées. Les fleurs sont groupées en grappes terminales longues et tombantes, formant de belles inflorescences jaunes. La seule espèce constituant ce genre habite les hautes montagnes d'Arcadie.

2. — Caractères de morphologie interne.

A. **Tige**. — La tige est cylindrique ; sa coupe transversale dans un entre-nœud est donc circulaire.

L'épiderme, régulier, est revêtu d'une cuticule épaisse, glabre et doublée d'une assise d'exoderme à cellules très aplaties. L'écorce est mince, très riche en chlorophylle ; elle contient, comme chez les Cytises, cinq à sept paquets de fibres, entourés d'endoderme, formant des méristèles péricycliques arrondies, qui touchent presque à l'exoderme vers l'extérieur, et ne sont séparées de la stèle, vers l'intérieur, que par l'endoderme.

Le péricycle est très fibreux. Le liber est aplati, les faisceaux

(1) Boissier, *Diagnoses*, XI, p. 7 ; 1869.
(2) Bentham et Hooker, *Genera*, I, p. 481 ; 1867.

du bois primaires sont petits; le bois secondaire forme une couche très épaisse de fibres à lumière étroite, parmi lesquelles sont disséminés çà et là d'assez gros vaisseaux. La moelle est parenchymateuse. Le périderme est sous-épidermique.

B. **Feuille**. — La feuille présente la même constitution que celle des *Laburnum*.

C. **Rapports de la feuille et de la tige**. — Par l'examen des coupes transversales dans la région du nœud on peut s'assurer que la feuille s'insère, dans ce genre, comme chez les Cytises. Elle reçoit une large méristèle complète, médiane, séparée de la stèle au nœud même et, en outre, latéralement, deux méristèles exclusivement fibreuses.

Laburnum (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs de *Laburnum* ont un calice qui rappelle celui des Cytises : il est court, campanulé, pourvu de deux lèvres inégales, obtuses, écartées, la supérieure terminée par deux dents courtes, l'inférieure par trois.

La corolle papilionacée est d'un jaune vif. Les cinq pétales sont fixés au réceptacle floral par des onglets courts (sauf dans la variété *Alschingeri*), libres de toute adhérence avec le tube staminal. L'étendard est grand, redressé, de forme ovale un peu aiguë. Les ailes, très obtuses, oblongues, s'élargissent vers le sommet arrondi. La carène est petite, plus courte que les ailes et que l'étendard, nettement courbée, un peu aiguë au sommet. Le légume est très caractérisque : il est oblong, étroit, atténué à la base, aplati; du côté de l'axe, la nervure est très épaissie (*L. vulgare*), ou munie de part et d'autre de deux petites ailes latérales (*L. alpinum*). Les graines sont nombreuses, dépourvues de strophiole.

Les *Laburnum* sont des arbrisseaux très élevés, atteignant 5 à 6 mètres. Les ramifications sont peu nombreuses, les rameaux inermes, arrondis, lisses et verts, glabres, portent des feuilles, alternes sur les jeunes pousses, groupées en petits fascicules sur les rameaux plus âgés. Les feuilles ont trois

(1) Grisebach, *Spicil. fl. Rum.* 1, p. 7 ; 1843.

folioles ovales, aiguës au sommet, et un long pétiole, élargi à la base, muni de stipules petites, peu visibles.

Les fleurs, odorantes, jaune clair, forment de longues grappes latérales pendantes, qui miroitent au soleil comme une pluie d'or (Goldregen).

Ces plantes se rapprochent des Cytises par le calice, des Genêts par les graines, des Podocytises par le port.

Les *Laburnum* poussent sur les montagnes élevées du sud-est de la France, en Suisse, dans les provinces centrales et septentrionales de l'Italie, en Autriche méridionale et en Hongrie. Ils descendent parfois dans les plaines.

2. — Caractères de morphologie interne.

1° **Tige**. — En coupe transversale dans le milieu d'un entre-nœud, la tige est cylindrique, sans côtes. L'écorce, sans enclave, est épaisse et parenchymateuse.

Une volumineuse stèle cylindrique en occupe toute la partie centrale. Le péricycle est fibreux; le bois forme une couche épaisse; il est très dense, avec une alternance très nette de gros vaisseaux de printemps et de petits vaisseaux d'automne. La moelle est parenchymateuse, quelquefois un peu lignifiée vers le centre.

Le périderme apparaît de bonne heure; il se forme immédiatement au-dessous de l'épiderme.

2° **Feuille**. — Le pétiole n'est pas d'un type particulier. La coupe du limbe montre un épiderme papilleux, portant des stomates disposées sans règle sur la face inférieure de la feuille, et des poils ordinaires tricellulaires, unisériés. La membrane interne des cellules épidermiques est gélifiée. Le limbe est dorsi-ventral. Les grosses nervures sont protégées par un épais arc de fibres. Le plus souvent on ne rencontre pas d'oxalate de calcium dans le limbe.

Rapports de la feuille avec la tige. — Au nœud, deux faisceaux libéroligneux de la stèle, petits et presque opposés, se détachent d'abord. Presque en même temps, un large faisceau quitte à son tour la stèle et forme la méristèle médiane de la feuille, tandis que les deux premiers fournissent les méristèles foliaires latérales.

Adenocarpus (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs papilionacées des *Adenocarpus* ont cinq sépales concrescents entre eux à la base en un tube. Rapidement, les deux sépales supérieurs se séparent des trois inférieurs pour former un labre divisé en deux lobes aigus par un sinus profond. Les trois sépales inférieurs, plus ou moins concrescents entre eux, forment un labiole un peu plus long que le labre. Ce calice, suivant les espèces, est velu ou glanduleux. Les onglets qui fixent les pétales sont courts et n'adhèrent pas avec le tube staminal. L'étendard, large, redressé, dépasse peu le carène, courbée, munie d'un bec court et obtus. Les étamines sont concrescentes par leurs filets en un tube clos. L'ovaire est sessile ; il contient de nombreux ovules campylotropes, perpariétés, bitegminés. Le style, glabre, est ascendant, terminé par un stigmate droit. Le légume, oblong et comprimé, est caractéristique car sa surface est glanduleuse, ce qui est particulier à ce genre, parmi les Génistées. Les graines sont dépourvues de strophiole.

Les *Adenocarpus* sont des arbrisseaux quelquefois élevés, dont les rameaux jeunes sont plus ou moins velus et pourvus de feuilles. Ces feuilles sont trifoliolées, pétiolées, avec ou sans stipules.

Ces plantes habitent la région méditerranéenne et les Canaries, mais certaines espèces se rencontrent en Afrique tropicale, sur les flancs du Kilimandjaro et au Cameroun.

2. — Caractères de morphologie interne.

A. **Tige**. — La coupe transversale de l'entre-nœud présente des côtes étroites, très saillantes, arrondies au sommet, séparées par de très larges sillons. L'épiderme, revêtu d'une cuticule épaisse, surtout au sommet des côtes, porte des poils tecteurs du type ordinaire avec trois cellules unisériées, et des stomates assez profondément enfoncés. Il n'y a pas de glandes sur la tige.

(1) De Candolle, *Flore franç.*, Suppl., 1815, ἀδήν, glande ; καρπός, fruit.

L'écorce est mince, formée de cellules parenchymateuses, arrondies, très riches en chlorophylle.

Cette écorce contient, dans chaque côte, une méristèle complète composée d'un petit faisceau libéroligneux coiffé d'un arc fibreux mince.

Cette méristèle reste petite et séparée de l'épiderme, même au sommet des côtes, par l'écorce qui garde son épaisseur à peu près constante et dont les cellules restent toutes remplies de chloroleucites. Il n'y a pas de cellules aplaties aquifères au sommet des côtes.

Le péricycle est formé d'un chapelet d'arcs fibreux peu épaissis.

La stèle est volumineuse ; elle comprend des faisceaux libéroligneux, dont les plus larges sont situés en dedans des sillons, séparés par des paquets de fibres très lignifiés.

La moelle, très développée, est formée de grandes cellules isodiamétriques à parois minces bien lignifiées.

Le périderme est péricyclique, il exfolie toute l'écorce et la partie fibreuse du péricycle.

B. **Feuille**. — 1° *Pétiole*. — Comme nous le verrons plus bas, la feuille prend à la tige trois méristèles complètes. Ces méristèles se subdivisent rapidement dès leur entrée dans le pétiole. Celui-ci présente un chapelet de nombreuses petites méristèles complètes, disposées sur une même ligne arquée bien caractéristique, surtout dans l'*Adenocarpus hispanicus* de Candolle.

2° *Limbe*. — La feuille ne porte pas de poils sécréteur en général. Les poils sont du type habituel à trois cellules unisériées. Les stomates, plus abondants sur la face supérieure, sont profondément enfoncés dans l'épiderme, avec des cellules auxiliaires dans les espèces *A. decorticans* et *A. hispanicus*.

L'épiderme, papilleux sur la surface supérieure, est gélifié le plus souvent. La structure du limbe est dissymétrique et les faisceaux vasculaires ne sont pas protégés par un sclérenchyme abondant.

C. **Fruit**. — Sur le fruit, il y a des écailles glanduleuses formées d'un petit massif de cellules arrondies en une tête, portées par une partie amincie.

Lupinus (1).

1. — Caractères de morphologie externe.

Les fleurs de *Lupinus* sont irrégulières. Le calice est campanulé, terminé par deux lèvres. La lèvre supérieure est formée de deux sépales plus ou moins libres entre eux, l'inférieure de trois sépales concrescents entre eux presque jusqu'au sommet. La corolle est papilionacée.

L'étendard, large et ovale, possède une nervure médiane saillante ; ses bords sont infléchis. Les ailes, oblongues, obliques, sont fixées par le bord antérieur et forment une seconde carène enveloppant la vraie carène. Celle-ci est courbée, à bec plus ou moins aigu. L'ovaire est sessile, le style incurvé à stigmate terminal. Le légume est oblong, comprimé, formé de deux valves épaisses, coriaces. A maturité, il est contracté entre les graines qui sont sans strophiole, et séparées les unes des autres par des cloisons minces.

Les *Lupinus* sont des herbes annuelles, robustes, à tige dressée ou ascendante, à feuilles simples ou composées digitées (cinq à quinze folioles, rarement trois), longuement pétiolées, à stipules concrescentes avec la base du pétiole. Les fleurs, bleues, blanches ou jaunes, sont en grappes terminales. Les bractées se détachent et tombent rapidement, les bractéoles, plus persistantes, sont quelquefois accolées au calice.

Ces plantes sont très nombreuses, surtout en Amérique (Nord et Sud), mais certaines espèces à feuilles composées digitées habitent l'ancien continent (région méditerranéenne).

2. — Caractères de morphologie interne.

La tige des *Lupinus* est cylindrique. L'épiderme est formé de cellules très régulières, revêtu d'une cuticule très mince. Il porte des stomates, et en général des poils allongés, tricellulaires, unisériés. L'écorce mince, dont l'assise sous-épidermique est souvent différenciée en exoderme, est parenchymateuse, à éléments un peu arrondis. La stèle, cylindrique, est entourée d'un péricycle dont les cellules sont à parois peu épaisses, collenchymateuses.

(1) Linné, *Syst.*, 1735; de *lupus*, loup.

Autour d'une grosse moelle parenchymateuse, se trouvent de petits faisceaux libéroligneux nombreux, séparés par des rayons médullaires qui restent cellulosiques. La feuille prend à la stèle, dans la région du nœud, trois larges méristèles complètes, avec dédoublement des deux latérales pour les stipules.

CHAPITRE II

ÉTUDE PARTICULIÈRE DU GENRE GENISTA

Petteria (Presl) Briquet.

La section *Petteria* ne contient qu'une seule espèce. Elle fut considérée par Presl comme un genre, ne différant des *Genista* que par le port qui rappelle celui des Cytises et par le calice long et tubulé. Or, ces différences ne sont pas plus considérables que celles qui séparent les Cytises de la section *Wiborgia* des autres espèces de Cytises. Aussi nous procéderons pour les Genêts comme pour les Cytises et, par conséquent, nous réunirons les *Petteria* aux *Genista*.

Les arbrisseaux ou petits arbres de cette section sont glabres. Ils portent de grandes et belles feuilles trifoliolées, longuement pétiolées, munies de deux stipules courtes, obtuses, qui manquent quelquefois. Les fleurs jaunes forment une grappe terminale dense. Le calice est tubulé, bilabié, avec un labre profondément séparé en deux segments larges, falciformes, et un labiole tridenté. La carène est droite. Le légume, linéaire, large, un peu courbé, glabre ou presque, est aplati et contient de nombreuses graines qui n'ont pas de strophiole.

Morphologie interne.

La tige du *Genista ramentacea* (Presl) Briquet présente dix petites côtes peu saillantes, étroites, séparées par de larges sillons. L'épiderme est revêtu d'une cuticule épaisse ; il ne porte point ou presque point de poils. L'écorce est mince et palissadique. Le péricycle envoie dans chaque côte une aile fibreuse, large à la base, amincie et arrondie au sommet, qui repousse l'écorce et arrive jusqu'à deux ou trois rangs de cellules de

l'épiderme. La stèle est volumineuse, car la moelle est très développée, lignifiée. Les faisceaux du bois sont séparés par des paquets de fibres dont les parois sont très épaisses.

Au nœud, la feuille est constituée par trois côtes voisines qui fournissent chacune un faisceau libéroligneux surmonté d'une aile fibreuse.

Ici donc, nous retrouvons le type de structure le plus fréquent chez les Genêts où la feuille reçoit trois méristèles complètes, mais il faut remarquer la présence, ce qui rapproche cette section des *Erinacea*, d'une poche gemmaire constituée par deux courtes stipules qui restent concrescentes par un bord avec le pétiole et par l'autre avec la tige, formant ainsi un sac très velu restant ouvert à la partie supérieure et contenant les bourgeons.

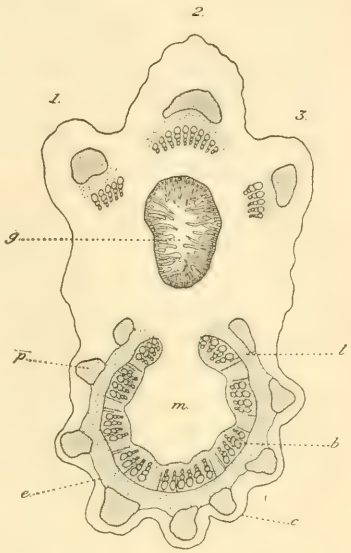


Fig. 14. — Schéma de la structure du nœud de *Genista ramentacea*. — 1, 2, 3, faisceaux foliaires; *g*, poche gemmaire (la coupe passe au-dessus du bourgeon); *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

Lorsque le pétiole est tout à fait séparé de la tige, les deux méristèles latérales se dédoublent. Il y a alors cinq méristèles complètes dans ce pétiole, mais il n'y en avait que trois à l'origine.

Morphologie externe.

Le *Genista ramentacea* (Presl) Briq. est un grand arbrisseau pourvu de grandes feuilles trifoliolées, longuement pétiolées et très courtement stipulées. Les folioles, inégales, la médiane plus grande que les latérales, sont oblongues, obtuses au sommet, aiguës à la base. L'inflorescence est une grappe terminale de grandes fleurs nombreuses. Le pédicelle est court, les bractées membraneuses.

Fleur : Calice grand, glabre, vert, tubulé ; segment du labre grands, larges, à extrémité un peu aiguë ; labiole tridenté de même forme qu'une des moitiés du labre ; étendard sur un onglet long, grand, jaune, ovale, presque circulaire, excisé au sommet ; ailes petites, oblongues, obtuses, à grande auricule aiguë ; carène plus large que les ailes, de même forme avec auricule plus courte et grande pleuridie ; stigmate globuleux presque droit.

La gousse, glabre ou légèrement pubescente, est oblongue, étroite, obtuse à la base, un peu aiguë, mucronée au sommet, à nervure épaissie ; elle est polysperme.

[Feuille : pétiole 40-50 ; foliole 55 à 60 × 20 et 45 × 15 ; — calice : tube 4, segments ; corolle : E, 12 + 5 × 14 ; A. 6 + 7 × 2,5 ; C. 8 + 6 × 3 ; — gousse 50 × 8 à 9.]

Distribution géographique. — On rencontre les *Petteria* en Dalmatie, Monténégro ; Bosnie-Herzégovine.

Teline Webb.

La section des *Teline* Webb (1) comprend des arbrisseaux qui par leurs feuilles trifoliolées et courtement pétiolées, et surtout par leurs graines munies de strophioles, se rapprochent des Cytises et ont été classés parmi ceux-ci par Bentham (2). Pourtant, avant lui, les auteurs qui ajoutent moins d'importance à la graine en faisaient comme Webb un genre à part, ou bien, comme Spach, les classaient parmi les *Genista* à cause de leur calice à labre profondément bifide et de leur carène droite. Nous nous rangeons à cet avis, confirmé, comme nous le verrons, par les données anatomiques.

Les arbrisseaux de cette section sont souvent élevés, inermes, à rameaux anguleux, feuillés. Les feuilles persistantes, courtement pétiolées, ou sessiles sans stipules ou à stipules minuscules, sont, du moins pour la plupart, trifoliolées ; les feuilles supérieures se réduisent souvent à une seule foliole. L'inflorescence est très variable. Le pédicelle est muni à sa base ou

(1) Webb, comme genre dans *Phytogr. canar.*, II, p. 34; 1836-50.
(2) Bentham, dans Bentham et Hooker, *loc. cit.*, I, p. 84; 1867.

vers son milieu d'une bractée, il porte deux bactéoles à son sommet. Le calice campanulé est longuement bilabié, le labre est divisé en deux lobes longs. La corolle, à pétales souvent étroits, jaune, a une carène droite, obtuse, rapidement pendante, caractéristique du genre *Genista*. La gousse, oblongue, le plus souvent allongée, quelquefois courte cependant, est un peu acuminée, bosselée et contient de deux à huit graines strophiolées.

Types de morphologie interne.

La structure de la tige se présente, chez les diverses espèces, toujours sous le même aspect. Un seul exemple nous suffira donc pour connaître l'ensemble de la section.

En coupe transversale dans l'entre-nœud, la tige du *Genista canariensis* L., présente cinq côtes principales à contours irréguliers.

Ces côtes ont une tête large plus ou moins arrondie, elles sont étranglées à leur base et contiennent dans leur écorce un petit faisceau libéroligneux surmonté d'une aile de fibres, le tout formant une méristèle complète entourée d'un endoderme, presque accolée contre l'épiderme.

Quatre petites côtes alternent avec les précédentes : elles sont environ moitié moins grandes, larges, et contiennent une aile exclusivement formée de fibres péricycliques.

Entre les côtes, les sillons élargis à la base communiquent vers l'extérieur par une fente étroite et présentent une coupe en forme d'Ω.

Les stomates et de longs poils simples, allongés, se trouvent surtout entre les côtes, où l'épiderme, formé de cellules régulières, est revêtu d'une cuticule un peu moins épaisse qu'au sommet des côtes. L'écorce est palissadique dans sa région externe, voisine des sillons ; elle a alors trois à cinq assises cellulaires.

Au sommet des côtes à méristèles elle est plus réduite qu'au sommet des côtes à ailes fibreuses (une assise au lieu de deux ou trois). L'endoderme, formé de grandes cellules sans chlorophylle, est très net.

La stèle est assez volumineuse, car la moelle centrale est bien développée. Comme nous l'avons dit, cette stèle est ailée par le péricycle et elle envoie dans chaque grande côte une méristèle complète ; mais, surtout dans certaines variétés où les feuilles sont souvent rapprochées [variété *ramosissima* par exemple], si l'on coupe la tige un peu au-dessus du milieu de l'entre-nœud, on trouve dans deux des côtes à méristèles complètes, non seulement la méristèle destinée à la feuille, mais en dedans une méristèle de remplacement en formation attenant encore plus ou moins par la base avec la stèle.

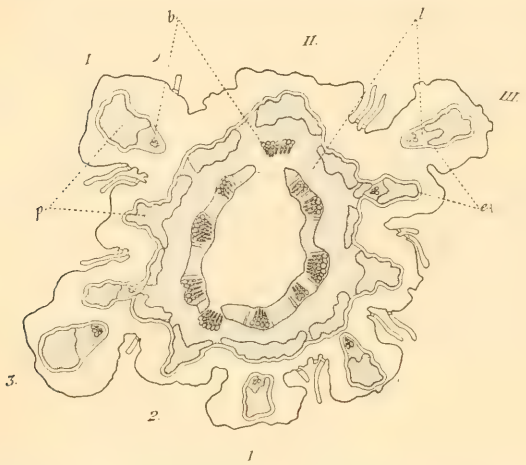


Fig. 15. — Coupe schématique transversale passant un peu au-dessous d'un nœud de tige de *Genista canariensis*, var. *ramosissima*. — I, II, III, côtes passant à une feuille ; 1, 2, 3, côtes passant à la feuille immédiatement supérieure ; *e*, endoderme ; *p*, fibres ; *l*, liber ; *b*, bois.

Le système vasculaire est composé de larges faisceaux libéroligneux correspondant aux petites côtes et de faisceaux plus petits correspondant aux grandes côtes.

La moelle est à gros éléments polygonaux isodiamétriques ; leurs parois minces sont très lignifiées.

Au nœud, le pétiole s'insère en face d'une petite côte à aile exclusivement fibreuse, entre deux côtes à méristèles complètes ; il prend à la stèle trois faisceaux foliaires, le médian détaché au nœud, les deux latéraux fournis par les deux grandes côtes. Ce mode d'insertion de la feuille qui intéresse trois côtes et reçoit trois méristèles complètes est, comme on se le rappelle, caractéristique du genre *Genista*.

Le périderme se forme dans l'épiderme.

Cette structure se retrouve identique, mais avec quatre grandes côtes et quatre petites dans les *Genista maderensis* Masf.,

G. Paivae Lowe, *G. congesta* Ball., *G. linifolia* L., *G. candicans* L., et même *G. patens* L., mais l'on remarquera que les petites côtes sont parfois à peine saillantes. Quant à la feuille, elle s'insère toujours de la façon décrite plus haut.

Principaux types de morphologie externe.

Le *Genista canariensis* L. (*Teline canariensis* Webb) est un sous-arbrisseau à tige dressée, très rameux. Les jeunes rameaux sont marqués de sillons remplis de poils soyeux qui persistent chez les branches un peu âgées. Les feuilles sont trifoliolées, petites, alternes. Le pétiole, court, est grêle. Les folioles, étroites et petites, sont coriaces, verdâtres, velues en dessous, ovales, mucronées.

Les fleurs forment des grappes terminales feuillées. Le pédoncule est presque nul, il porte deux bractéoles appliquées contre le calice. La fleur comprend : calice velu à labre égalant au moins le tube formé de deux segments triangulaires très aigus; labiole trifide ; — étendard soyeux sur la nervure médiane seulement, large, ovale, obtus, émarginé ; — ailes étroites, élargies au sommet, très obtuses, munies de nectaires et de pleuridies ; — carène soyeuse plus large, mais de forme analogue aux ailes, droite par conséquent ; — stigmate introrse.

Le légume, couvert de soies, jaune brunâtre, est plat, fortement bosselé, légèrement aigu, mucroné, oblong, allongé ; il contient trois à six graines.

[Feuilles : pétiole 3, folioles 4×2 ; calice : tube 3 à 4, labre 4, segments du labiole 2 à 3 ; — corolle : E. 12 à 13×9 à 10 ; A. 10+3,5×2 ; C. 10+3×3 ; — gousse 10—12×3.]

Autour de ce type se groupent des espèces que l'on pourrait sans doute considérer seulement comme des variétés, comme le *Genista discolor* Webb, *Genista Spachiana* Webb, *Genista stenopetala* Webb (*Cytisus maderensis* Masf.) et même peut-être le *Genista Paivae* Lowe, dont le labiole est entier et les grappes terminales lâches et polyflores.

Le *Genista microphylla* DC (*Cytisus congestus* Ball.) est excessivement rameux. Ses rameaux très grêles, striés, sont très velus, blanchâtres ; ils portent des feuilles alternes, trifo-

liolées, remarquables par leurs folioles un peu coriaces souvent repliées en long, très étroites, linéaires-lancéolées velues en dessous, glabres en dessus. Le pétiole, velu et court, aplati, concave en dessus, est muni à la base de deux minuscules stipules velues. Le calice possède deux lèvres un peu plus courtes que le tube. Le labiole n'est que tridenté.

Les gousses, à poils courts, sont oblongues, linéaires, très allongées [25×4].

Les rameaux du *Genista linifolia* L. sont élancés, raides, dressés, anguleux, portant des petits bourrelets, cicatrices des feuilles épaissies, couverts de poils appliqués.

Les ramules portent de nombreuses feuilles alternes, sessiles, trifoliolées. Les folioles, plus ou moins étroites, allongées, sont lancéolées ou oblongues, linéaires, aiguës, un peu coriaces, très velues, soyeuses, argentées en dessous, moins soyeuses en dessus où les poils deviennent rares et la surface foliaire luisante. Perdues dans les poils, deux petites stipules, très velues elles-mêmes, se trouvent à la base des feuilles. Celles-ci s'enroulent en se desséchant.

Les grappes de fleurs sont courtes, à l'extrémité de ramules. Elles forment de petits glomérules émergeant à peine des feuilles insérées au-dessous d'elles. Le pédoncule, long comme le calice, porte une bractée et deux bractéoles presques égales, l'une à sa base, les deux autres au sommet.

Fleur : calice soyeux à tube court ; labre formé de deux segments triangulaires très étroits, aigus, acuminés, séparés par un très profond sinus ; labiole allongé, étroit, trifide, à segment médian plus long que les latéraux ; étendard à dos velu, ovale, émarginé un peu plus long que la carène ; ailes oblongues, obtuses, avec petite auricule obtuse arrondie, pleuridie, et quelques poils dans la région de l'onglet ; carène de même forme que les ailes, avec nectaires, auricule plus aiguë, velue sur toute la partie extérieure sauf sur la marge supérieure [dans la variété *rosmarinifolia*, même la marge est velue] ; stigmate extrorse.

La gousse, accompagnée du calice persistant et des restes marcescents de la corolle, couverte de longs poils soyeux, laineux, est courte, oblongue, ovée, plus ou moins aiguë, mucronée, contenant deux ou trois graines verdâtres strophiolées.

[Feuilles 20×2,5 ; calice : tube 2,5, labre 5,5, labiole 7 à 8 lobes ; corolle : E. 11+3×9,5 ; A. 10+3×4,5 ; C. 9,5+3,5×3,5 ; gousse 15 à 20×6.]

La variété *rosmarinifolia* (*Teline rosmarinifolia* Webb) a des feuilles d'aspect tout différent, car elles sont bien plus développées (50×7) ; la gousse aussi est plus longue et plus aiguë (30×6), mais il existe des termes de passage qui empêchent d'isoler ces deux espèces.

Les fleurs sont latérales, groupées par trois à neuf en fascicules, mêlées aux feuilles dans le *Genista candicans* Linné. Elles ont : un pédoncule court, muni de deux bractéoles ; un calice court à lèvres égales, la supérieure bifide, l'inférieure tridentée ; un étendard arrondi presque circulaire ; des ailes et une carène oblongues, étroites, très obtuses, légèrement concrescentes, par la base de leurs onglets, avec le tube des étamines ; — stigmate droit.

La gousse est dressée, couverte de poils longs et soyeux, brune, oblongue, aiguë, mucronée, plate, et contient trois à cinq graines.

Le feuillage est dense, les feuilles trifoliolées à folioles ovales mucronées, glabres en dessus, couvertes de poils blanchâtres en-dessous.

[Feuilles : foliole médiane 17×7, folioles latérales 13×6 ; calice 2 à 3, labre et labiole 4 ; corolle : E. 9×10 ; A.C. 10+2×3 ; gousse 20 à 30×3 à 4.]

Les *Cytisus Kunzeanus* Willk. et *Genista syriaca* Boiss. et Blanche sont des synonymes. Mais le *Genista patens* DC. est différent, car les légumes sont toujours glabres.

Distribution géographique. — Les *Teline* habitent la région occidentale méditerranéenne, les îles Canaries et Madère.

CLASSIFICATION DES TELINE

I. Fleurs terminales à l'extrémité des rameaux ; gousse soyeuse ou hirsute.
  α. Grappes plus ou moins lâches, terminales, non feuillées.
    a. Feuilles larges oblongues ou obovées (environ 4×2) ..... *G. canariensis* L.
    b. Feuilles étroites, lancéolées, linéaires (environ 3×1) ..... *G. microphylla* DC.
  β. Fleurs en glomérules courts, denses, presque en capitules ..... *G. linifolia* L.

II. Fleurs latérales axillaires, jamais terminales, formant des fascicules feuillés latéraux, vers le sommet des rameaux.
  a. Légume soyeux ou hirsute..... *G. candicans* L.
  b. Légume glabre..... ..... *G. patens* DC.

Genistoides Mœnch.

La section des *Genistoides*, instituée par Mœnch, comprend des arbrisseaux ou sous-arbrisseaux non épineux dont les rameaux sont striés ou fortement anguleux et mutiques. Ces rameaux portent des feuilles alternes, sessiles, unifoliolées, qui persistent longtemps et laissent sur les tiges, après leur chute, des traces petites et aplaties.

Les fleurs, à l'aisselle de bractées foliacées persistantes, sont disposées sur les rameaux nouveaux en grappes terminales. Le calice est caduc et la corolle, dont les onglets des pétales ne sont pas adhérents avec le tube staminal, tombe la première. Les ailes et la carène sont pendantes, le stigmate introrse, le légume allongé, linéaire, polysperme.

Principaux types de morphologie interne.

La comparaison des coupes transversales faites dans le milieu des entre-nœuds de jeunes rameaux nous montre que dans cette section le nombre des côtes est très variable d'une espèce à l'autre : ainsi le *Genista triangularis* Willd. ou le *Genista humifusa* L. n'ont que trois côtes, mais le *Genista ovata* Waldst. et Kit. en a huit et le *Genista tinctoria* Linné cinq principales. Malgré ces différences dans l'ensemble, différences secondaires en somme, un certain nombre de caractères communs font de la section des *Genistoides* un ensemble homogène.

Le *Genista triangularis* Willdenow présente, comme son nom l'indique, trois grandes côtes larges arrondies qui donnent à la coupe une forme triangulaire. En outre, au milieu des côtes du triangle, se trouvent quelquefois trois petites côtes secondaires faisant à peine saillie vers l'extérieur.

L'épiderme, à cuticule mince, est formé d'une assise de cellules régulières, à grandes cavités. Il est glabre et les stomates n'ont pas de localisation spéciale. L'écorce, composée de cinq à six

assises de cellules en dedans des sillons, est réduite à une ou deux assises dans les côtes. Les cellules corticales sont très légèrement palissadiques en dedans des sillons. L'endoderme, sans différenciation spéciale, se reconnaît par ses grandes cellules, plus régulières et dépourvues de chlorophylle.

Fig. 16. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista triangularis* (1er aspect). *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois.

Dans chacune des côtes principales la stèle a détaché une méristèle complète entourée d'endoderme, formée comme toujours d'un faisceau libéroligneux, coiffé vers l'extérieur d'une aile fibreuse. En dessous de chaque méristèle, dans la stèle, se trouve un petit faisceau libéroligneux et en dedans de chaque sillon un plus large faisceau vasculaire coiffé, lui aussi, d'un épaississement péricyclique formant un arc épais de fibres logé dans la petite côte secondaire, si elle existe, et s'avançant dans l'écorce jusqu'à deux assises de l'épiderme.

Le bois est peu développé et forme une couche mince. La moelle, volumineuse, a la composition habituelle : grandes cellules minces à parois très lignifiées.

Au nœud même, la stèle envoie à la feuille le faisceau correspondant à un sillon. Ce faisceau s'élargit en éventail ainsi que l'arc fibreux qui le coiffe et devient le faisceau foliaire médian. Les deux méristèles complètes des deux côtes voisines passent en même temps à la feuille, qui reçoit ainsi trois faisceaux libéroligneux.

L'une de ces méristèles est remplacée au nœud même, et souvent elle se détache de la stèle avant que la précédente ne soit passée à la feuille : on peut alors dans une même côte rencontrer deux méristèles superposées. L'autre méristèle ne se remplace qu'un peu plus tard dans l'entre-nœud supérieur; donc, sur un petit espace avant ce remplacement, la tige présente une côte en moins.

Ajoutons cette remarque : les trois petites côtes secondaires

situées, comme nous l'avons dit, dans l'axe de chaque large sillon peuvent être d'importance très variable dans cette espèce : tantôt elles sont nulles et la coupe est triangulaire, tantôt, mais plus rarement, elles atteignent toutes les trois une grande taille, mais restent cependant plus petites que les côtes à méristèles : la coupe tend alors à devenir hexagonale.

Fig. 17. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista triangularis* (2e aspect). *c*, épiderme; *e*, endoderme; *l*, liber; *b*, bois; *p*, fibres.

Si nous comparons nos coupes transversales du *Genista triangularis* Willd. à celles du *Genista tinctoria* L., nous voyons, pour seule différence, le nombre des côtes, car chez ce dernier, comme l'ont décrit Russell (1) et Van Tieghem (2), la coupe est pentagonale. Dans chaque angle du pentagone on trouve une méristèle complète dans l'écorce. En dedans de chaque sillon la stèle possède un large faisceau libéroligneux coiffé d'une aile fibreuse péricyclique qui repousse l'écorce jusqu'à la réduire à deux assises, mais qui ne se traduit en dehors que par une légère saillie. Elle possède en outre cinq faisceaux plus petits correspondant aux méristèles.

La feuille, comme précédemment, s'insère sur une face, elle prend à la stèle sa méristèle médiane détachée au nœud même; ses deux méristèles latérales lui sont fournies par les deux côtes voisines où elles étaient libres dans l'écorce, l'une depuis deux entre-nœuds, l'autre depuis trois.

Le périderme se fait dans l'épiderme.

Cette structure est très stable et je l'ai retrouvée dans des échantillons venant de points très différents comme Toulon, Berlin, le Caucase ou Constantinople.

Dans ce Genêt, comme dans le *Genista triangularis* Willd.

(1) Russell, *loc. cit.* (Bull. Soc. botan. de France p. 133, 1890).
(2) Van Tieghem, *loc. cit.* (Journ. de Bot., p. 194; 1905).

et pour la même raison, l'on trouve parfois dans une même côte deux méristèles superposées.

Le *Genista ovata* Waldst. et Kit. présente un nombre de côtes encore plus grand que le *Genista tinctoria* L. On y trouve en effet huit côtes principales à sommet arrondi et légèrement étranglées à la base. Leurs contours sont assez irréguliers. Elles contiennent dans l'écorce chacune une méristèle complète séparée de l'épiderme, au sommet des côtes, par une ou deux assises de cellules aplaties. Les sillons sont inégaux, tantôt assez étroits, tantôt larges et profonds. En dedans de chacun de ces sillons la stèle possède un faisceau libéroligneux coiffé d'une aile péricyclique de fibres à parois très épaisses. Au sommet de cette aile fibreuse l'écorce se réduit à une ou deux assises sous l'épiderme. Tantôt cette aile se traduit à l'extérieur par une légère saillie qui fait une côte supplémentaire dans l'axe du sillon, tantôt elle n'est pas saillante.

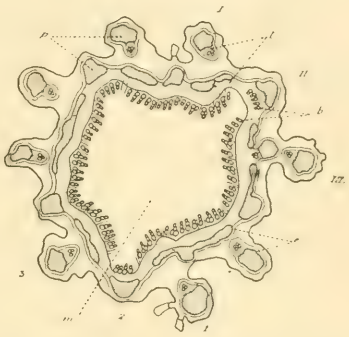


Fig. 18. — Structure d'un rameau de *Genista ovata*, un peu au-dessous d'un nœud (schéma). — I, II, III, côtes se détachant vers une feuille ; 1, 2, 3, côtes se détachant vers la feuille immédiatement supérieure ; *e*, endoderme ; *p*, fibres ; *b*, bois ; *l*, liber ; *m*, moelle.

L'épiderme régulier est protégé par une cuticule mince, surtout dans les sillons. Les poils et les stomates sont localisés dans les sillons et sur les flancs des côtes. L'écorce reste partout assez mince ; elle est pourtant plus épaisse et légèrement palissadique en dedans des sillons, entre les côtes principales et les ailes fibreuses.

La stèle est volumineuse, le bois forme une couche peu épaisse, il comprend seize faisceaux vasculaires.

La moelle, à grandes cellules isodiamétriques à parois minces très lignifiées, est très développée et occupe les deux tiers du volume de la tige.

La feuille, comme dans les exemples précédents, s'insère entre deux côtés et reçoit trois méristèles complètes. Souvent, ici aussi, la méristèle latérale foliaire est remplacée dans la

tige avant sa séparation complète et l'on a dans une même côte deux méristèles complètes superposées. Comme les feuilles sont très nombreuses et rapprochées, dans une même coupe deux feuilles sont en préparation à des degrés différents de développement et dans deux côtes opposées on peut trouver une superposition de deux méristèles complètes (1).

Dans la tige plus âgée, la section devient circulaire, car le périderme, qui naît dans l'épiderme, fonctionne d'abord surtout dans les sillons qu'il comble.

Principaux types de morphologie externe.

Cette section est très homogène et certaines espèces comme le *Genista tinctoria* L. et le *Genista ovata* Waldst. et Kit. ne diffèrent que par de faibles caractères. Nous serons tout de même obligés de les éloigner, dans notre classification, parce que nous adoptons pour grouper les espèces le caractère, choisi par Boissier (2), de l'ovaire glabre ou velu, et qu'elles n'entrent pas toutes les deux dans la même catégorie.

Les espèces à ovaire glabre sont les plus nombreuses. Parmi elles se place d'abord le *Genista lydia* Boiss., arbrisseau à tiges glabres ou ciliées par endroits, dressées, grêles.

Sur les branches âgées l'écorce est crevassée et jaunâtre, les jeunes rameaux sont grêles, verts, à huit ou neuf sillons profonds. Ils sont alternes, à entre-nœuds plus longs que les feuilles, et prennent naissance à l'aisselle de petits fascicules de feuilles; les autres feuilles sont alternes, petites, sessiles, unifoliolées, à stipules minuscules. Les folioles sont ovales lancéolées, très étroites, glabres.

Les fleurs, à l'aisselle de bractées foliacées, forment, par cinq à dix, des grappes lâches terminales. Les bractéoles sont courtes, étroites, aiguës, appliquées contre le calice. La fleur comprend : calice campanulé, conique à la base, à segments du labre

(1) Il est bon de remarquer, à propos de l'insertion de la feuille, qu'elle ne se comporte pas de la même manière que les bractées axillantes des fleurs; en effet, la feuille reçoit trois faisceaux et la bractée n'en reçoit qu'un seul; aussi la tige, dans la région de l'inflorescence, ne présente pas de méristèles complètes dans l'écorce.

(2) Boissier, *Flora orientalis*, II, p. 43; 1872.

étroits très aigus égalant le labiole, un peu plus long que le tube ; labiole trifide à trois segments égaux ; étendard jaune, plus clair en herbier que la carène, ovale, à sommet émarginé ; ailes oblongues, obtuses, étroites, munies d'auricules obtuses et de pleuridie ; carène oblongue, très obtuses, plus large que les ailes dont elle rappelle la forme ; style long et souvent sinueux, stigmate capité, droit, ou infléchi en arrière, ovaire glabre. Le légume est glabre, aplati, toruleux, aigu, long, étroit, étranglé entre les graines.

Le *Genista pontica* Spach est une variété à rameaux plus lâches, pentagonaux, et à segments du labre plus allongés. Quant aux espèces de Spach (*G. lamprophylla*, *G. leptophylla*, *G. spathulata*), elles doivent être considérées comme des synonymes du *Genista lydia*.

[Feuilles : 7×0,5-1 ; calice : tube 2 à 2,5 à 3 ; corolle : E. 8×6,5 ; C. 7,5×3.]

Le *Genista Friwaldskyi* Boiss., petit arbrisseau de quelques décimètres, a ses fleurs différentes des précédentes par l'étendard, qui est plus court que la carène.

Le *Genista elatior* Koch a de grandes feuilles larges qui lui donnent un port tout différent des espèces précédentes. Ces feuilles sont sessiles, unifoliolées, grandes, presque deux fois plus longues que les entre-nœuds, munies de deux petites stipules subulées. Leurs folioles sont oblongues, lancéolées, allongées, aiguës au sommet, glabres, sauf sur les bords et sur la nervure médiane, qui sont ciliés.

Les fleurs sont grandes, à étendard plus court que la carène. La gousse, longue, linéaire, aiguë aux deux bouts, est aplatie, parcheminée, glabre, et contient six à sept graines.

[Feuilles : 40-50×10 ; calice : tube 3, segment du labre 3, du labiole 2,5 ; corolle E. 11+2×8 ; A. 11+3×4 ; C. 11+3+3 ; gousse 25×4.]

Les fleurs, presque sessiles à l'aisselle de larges bractées, sont disposées en grappes terminales plus ou moins denses, formant des panicules dans le *Genista tinctoria* L. Cet arbrisseau ou sous-arbrisseau a la tige ligneuse, moins grosse que le doigt, et des rameaux herbacés, feuillés, en général grêles, ramifiés en panicules, corymbes ou grappes ou restant presque simples. Les

ramules, tantôt presque cylindriques, tantôt anguleux, dressés ou étalés, feuillés, sont tous ou presque tous florifères.

Les feuilles, plus longues que les entre-nœuds, les inférieures beaucoup plus grandes que les supérieures, sont sessiles, unifoliolées, alternes, vertes et luisantes. Les folioles sont de forme oblongue ou ovale suivant les variétés, coriaces, glabres sauf sur les marges plus ou moins ciliées et, du côté de la face inférieure, sur les nervures seulement. Les stipules sont très courtes, subulées épineuses.

Le calice et la corolle sont glabres. La fleur comprend : calice à cinq segments subégaux, triangulaires lancéolées, très aiguës, à peu près aussi longs que le tube du calice ; les deux supérieurs un peu plus larges que les inférieurs ; étendard ovale, allongé obtus ou légèrement aigu, entier au sommet ; — ailes oblongues obtuses, quelquefois un peu plus courtes, quelquefois un peu plus longues que la carène ; carène oblongue, allongée, à sommet obtus tronqué, à auricule, tantôt plus étroite, tantôt plus large que les ailes ; — stigmate introrse, ovaire glabre.

La gousse, brune, puis noircissant, plate, bosselée, glabre, est étroite, lancéolée et contient six à douze graines munies de strophiole rudimentaire.

Il y a un grand nombre de variétés de cette espèce, car les rameaux peuvent être glabres ou pubescents, les feuilles glabres de part et d'autre ou velues en dessous, très étroites ou, au contraire, ovales, obtuses, larges, la carène plus ou moins large.

Les *Genista patula* M. B. et *tenuifolia* Loisel. ont mêmes inflorescences et mêmes fleurs que le *G. tinctoria*, mais les feuilles sont linéaires, lancéolées, longues chez le premier, plus petites et ne dépassant pas les entre-nœuds chez le second.

Avec le *Genista depressa* M. B. nous entrons dans la série des Genêts à ovaire soyeux. Il correspond au *Genista Frivaldskyi* Boiss., mais ne peut être confondu avec celui-ci, grâce à son ovaire tomenteux. Le même caractère nous permet de distinguer le *Genista ovata* Waldst. et Kit. du *Genista tinctoria* L.

Le *Genista humifusa* L. a aussi l'ovaire soyeux. C'est un arbrisseau bas. Ses rameaux sont anguleux, ceux d'un an couchés ou tombants, grêles, un peu flexueux, verts ou jau-

nâtres, sans feuilles. Les rameaux nouveaux grêles, filiformes, striés, sont luisants et feuillés. Les feuilles alternes, unifoliolées, sessiles, luisantes, coriaces, dépassent un peu la longueur des entre-nœuds. A leur base, deux petites dents à peine visibles à l'œil nu constituent les stipules.

Les fleurs, par six à dix, forment des grappes terminales souvent courtes et denses, quelquefois lâches. Le pédicelle est bref, il naît à l'aisselle d'une bractée foliacée, dépassant le calice à la base de l'inflorescence, plus courte au sommet.

La fleur se compose de : calice hirsute, à labre formé de deux segments un peu plus courts que le labiole, triangulaires lancéolés, très aigus ; labiole trifide à segments laciniés, subulés ; corolle glabre ; étendard ovale ou ové un peu plus court que la carène ; ailes oblongues très obtuses, plus larges vers le sommet qu'à la base ; carène longue, droite, oblongue, à auricule arrondie et nectaire ; stigmate introrse, ovaire soyeux.

[Feuilles : suivant la variété : α. 8 à 12 × 4 à 6 ; β. 6 à 8 × 2 à 3 ; calice : tube 2,5, labre 4, segments du labiole 3,4 et 3,8 ; E. 19 + 2,5 × 7 ; A. 8 + 4 × 3 ; C. 9 + 4 × 3.]

Distribution géographique. — La plupart des *Genistoides* habitent l'Europe orientale et l'Asie Mineure comme les *Genista lydia* Boiss., *G. pontica* Spach, *G. Friwaldskyi* Boiss., *G. elatior* Koch, *G. patula* Bieb., *G. depressa* Bieb., *G. humifusa* L. Le *Genista tinctoria* L. habite le Caucase ; il est commun en Europe comme les *Genista triangularis* Willd. ou *tenuifolia* Loisel.

CLASSIFICATION DES GENISTOIDES

1. Ovaire glabre.
   α. Feuilles minces, sans marges cartilagineuses visibles à l'œil nu, tombant au début de l'hiver ; tiges anguleuses ou striées.
      a. Rameaux nouveaux grêles ou filiformes, les florifères simples, du moins avant l'anthèse ; fleurs au printemps.
         + Feuilles de 5 à 15 millimètres.
            ○ Étendard plus grand que la carène. Tige à huit à neuf côtes larges séparées par des sillons profonds et larges en fer à cheval. *G. lydia* Boiss.
              Tige en étoile à cinq branches..... *G. lydia*, var. α *pontica* Spach.
            ○○ Étendard plus court que la carène ; structure en étoile..... *G. Friwaldskyi* Boiss.

++ Feuilles grandes de 40 à 50 millim. sur 10; tige en étoile à cinq branches..... *G. elatior* Koch.

b. Rameaux florifères portant des grappes de fleurs groupés en panicules; floraison en été :

+ Feuilles des rameaux beaucoup plus grandes que celles des ramules, veineuses, uni ou trinerves; tige étoilée à cinq branches, avec quelquefois dans l'axe des sillons de petites côtes peu saillantes.

○ Feuilles oblongues ou ovales, glabres ou velues..... *G. tinctoria* L.

○○ Feuilles linéaires lancéolées acuminées, glabres..... *G. patula* M. B.

++ Feuilles des rameaux un peu plus grandes que celles des ramules, toutes uninerves veinuleuses.

○ Folioles oblongues linéaires toutes petites; tige triangulaire ou pentagonale.. *G. tenuifolia* Lois.

β. Feuilles coriaces tombant après le printemps, à marges cartilagineuses hyalines visibles à l'œil nu, à bords rugueux ciliés; tige à trois côtes principales très développées; stomates à cellules annexes.

○ Fleurs en grappes groupées en panicules. *G. triangularis* Willd.

II. Ovaire velu, soyeux ou hirsute.

Feuilles sans marges cartilagineuses, tombant au début de l'hiver. Rameaux nouveaux grêles ou filiformes; les florifères simples; fleurs au printemps.

+ Étendard égalant la carène; tige à trois côtes principales et des petites côtes secondaires..... *G. depressa* M. B.

++ Étendard plus court que la carène.

○ Feuilles petites : tige à trois ou cinq côtes..... *G. humifusa* Lin.

○○ Feuilles grandes : tige à huit à dix... *G. ovata* Waldst. et Kit.

Gonocytisus Spach.

La section des *Gonocytisus* Spach comprend des types de position intermédiaire, offrant des rapports avec les Cytises et avec les Genêts; c'est pourquoi Spach (1), et après lui Boissier (2), en avaient fait un genre. Pourtant les rapports de morphologie tant interne qu'externe nous décident à les classer avec Taubert dans les *Genista*. Ce sont des arbustes élevés, inermes, à rameaux grêles, portant des feuilles alternes, sessiles, persis-

(1) Spach, *loc. cit.*, en note, p. 153; 1844-45.
(2) Boissier, *Flora orient.*, II, p. 47; 1867.
(3) Taubert, dans Engler, *loc. cit.*, p. 234; 1893.

tantes, trifoliolées sauf les dernières supérieures. Les fleurs, en grappes terminales lâches, ont un calice court, membraneux, scarieux, à labre courtement bilobé et à labiole tridenté. La carène, non pendante, un peu falciforme, obtuse, contient les organes reproducteurs. Les étamines ont leurs anthères mutiques barbues au sommet et à la base. Le légume, court, mais dépassant pourtant de beaucoup le calice, trapu, rhomboédrique ou oblong, aplati, compressé, à sutures très légèrement épaissies, rappelle celui des *Retamospartum*. Il contient une à deux graines aplaties, non strophiolées.

Type de morphologie interne.

Étudions la tige du *Genista pteroclada* (Boissier) Taubert. Il faut d'abord préciser la position de la coupe que nous effectuons, car la structure de la tige n'est pas la même sur toute sa longueur. 1° Si nous étudions le rameau à l'endroit où il est très anguleux, c'est-à-dire au milieu du deuxième ou troisième entre-nœud en dessous de l'inflorescence, la coupe transversale est nettement triangulaire. Elle présente, en effet, trois côtes principales bien développées, étroites et allongées, arrondies au sommet. Dans les intervalles entre ces trois côtes se trouvent six autres côtes beaucoup plus petites dont quelques-unes peuvent faire à peine saillie vers l'extérieur.

Le stèle presque circulaire envoie dans chacune des trois côtes principales une aile de fibres péricycliques dont la partie extérieure s'élargit et occupe tout le sommet de chaque côté, réduisant l'écorce à une seule assise de cellules aplaties incolores, sous l'épiderme. Cette aile coiffe un faisceau libéroligneux, situé vers l'intérieur, remarquable par l'orientation de ses vaisseaux, car ce faisceau est concentrique.

Entre ce faisceau et la stèle se trouve une large colonne de stéréome fibreux, expansion du péricycle, reliée à lui le plus souvent sans interruption, quelquefois pourtant coupée par une assise de cellules semblables à celles de l'endoderme. Dans les côtes secondaires, il y a seulement l'expansion péricyclique exclusivement fibreuse. Toutes ces ailes sont réunies entre elles à leur base par des arcs peu épais, formant une ceinture de fibres presque

continue autour de la stèle. Aux côtes correspondent des faisceaux libéroligneux réunis, dans la zone du bois, par des paquets de fibres très dures, très lignifiées, à parois très épaissies. Les cellules de la moelle sont grandes, à parois minces fortement imprégnées de lignine.

En dehors de la stèle, l'écorce est peu développée, formée de deux à trois assises nettement palissadiques, limitée vers l'intérieur par un endoderme net à parois légèrement épaissies qui contourne extérieurement toutes les masses fibreuses, et vers l'extérieur par un épiderme à cuticule épaisse surtout au sommet des côtes, dont la suite des cellules régulières est interrompue de place en place par des cellules plus grandes, quelquefois très allongées, semblant remplir le rôle de réservoir d'eau. La tige est glabre ou presque, les stomates sont nombreux, à ouverture étroite, assez profondément enfoncés dans l'épiderme.

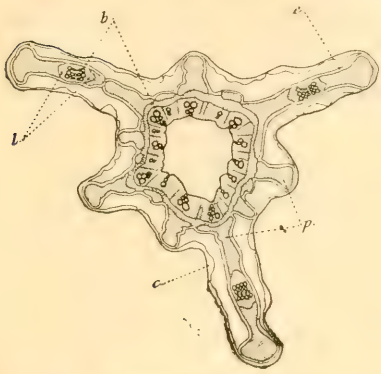


Fig. 19. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista pteroclada*: *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois.

2° Si la coupe transversale est effectuée dans la tige plus développée (diamètre 3 à 4 millimètres), une douzaine de nœuds en dessous de l'inflorescence, elle n'est plus triangulaire, mais munie de quatre côtes principales étroites et minces, moins grandes que les trois de la coupe précédente, bien saillantes pourtant, et de cinq autres côtes plus petites. Dans ces dernières, le péricycle envoie invariablement une aile qui, au sommet, est séparée de l'épiderme par une seule assise de cellules aplaties. Dans les quatre autres côtes, la stèle envoie tantôt une aile fibreuse, mais cela n'a lieu que dans une sur trois, tantôt une méristèle complète à faisceau libéroligneux concentrique plus ou moins séparé de la stèle. En outre, le péricycle est différencié en arc mince de fibres en dessous de la méristèle, mais il ne s'étend plus en aile à la rencontre du faisceau vasculaire comme dans la coupe supérieure.

Au nœud la structure présente des aspects moins variables

La feuille s'insère sur une face de la tige devant une petite côte secondaire, entre deux grandes côtes principales. A ce niveau, les deux grandes côtes sont bien plus réduites que dans les entre-nœuds ; leurs faisceaux, de concentriques, sont redevenus normaux. La feuille, outre ces deux faisceaux libéro-ligneux, prend à la tige le faisceau correspondant à la petite côte médiane.

L'axe de l'inflorescence a la même structure que la tige, mais il ne possède pas de faisceaux vasculaires concentriques et, toutes les côtes ayant une valeur à peu près égale, il est arrondi au lieu d'être triangulaire.

Le *Genista angulata* (L.) Taubert est voisin du précédent : le rameau est encore, vers son extrémité, triangulaire, mais les trois côtes principales sont beaucoup moins développées que dans le *Genista pteroclada* (Boiss.) Taubert, et je n'ai retrouvé de faisceau nettement concentrique que dans une côte seulement.

La tige plus développée est pentagonale ; entre les cinq côtes principales, il y en a deux ou trois autres peu saillantes. La stèle est ailée par son péricycle ; les faisceaux foliaires ne se détachent que dans le voisinage des nœuds ; ils sont tous normaux. L'insertion de la feuille est semblable à celle de l'exemple précédent.

Type de morphologie externe.

Le *Genista pteroclada* (Boiss.) Taubert est un arbrisseau élevé, ascendant, très rameux, inerme. Les rameaux, alternes, longs et grêles sont un peu flexueux, les ramules simples ou presque, dressés, trigones. Les feuilles sont grandes et pourtant deux ou trois fois plus courtes que les entre-nœuds, elles sont localisées sur les ramules nouveaux, car elles tombent très rapidement, laissant sur la tige un coussinet un peu épaissi. Elles ont trois folioles, sauf à l'extrémité des ramules, où elles se réduisent le plus souvent à une seule ; elles sont alternes, sans stipules. Les folioles sont pétiolulées, coriaces, oblongues, mucronées, pubescentes, soyeuses, puis plus tard deviennent

rugueuses, glabres; la médiane dépasse de beaucoup les latérales. Les fleurs sont petites, groupées au nombre d'une quinzaine en grappes lâches terminales à l'extrémité de ramules nouveaux, soyeux, très grêles, dépourvus de feuilles ou n'en possédant que deux ou trois, situées immédiatement au-dessous de l'inflorescence. Le pédicelle des fleurs est court, soyeux, anguleux; il prend naissance à l'aisselle d'une bractée vite détachée, et porte vers son sommet deux bractéoles courtes et filiformes qui tombent même avant l'anthèse.

Fleur : calice court scarieux, persistant, divisé en trois lobes courts, larges, obtus; les deux supérieurs forment le labre divisé par un sinus assez profond, l'inférieur ou labiole est courtement tridenté; étendard glabre, non pressé, ovale, obtus; ailes glabres, étroites, obtuses, à nectaires et petites auricules aiguës; carène falciforme, glabre, un peu aiguë et munie d'un petit rostre, à nectaire et grande auricule velue ainsi que le bord inférieur de l'onglet; adelphie staminale à base un peu rugueuse, papilleuse; anthères oblongues, mutiques, barbues aux deux extrémités; stigmate globuleux, droit. La gousse est de forme un peu particulière, courte, large, à base atténuée et à sommet aigu, courtement mucroné. Elle est aplatie, coriace, rugueuse, les marges sont un peu épaissies. Elle est couverte d'une pubescence courte et soyeuse.

[Feuilles supérieures : 8 à 10×2, folioles de feuilles inférieures: la médiane 22×5, les latérales 19×4; calice : tube 2,5, lobes 0,5; E. $6 + 2,5 \times 4$; A. $5,5 + 2,5 \times 1,5$; C : $6 + 3 \times 2,2$; Gousse 12 à 16×6.]

Le *Genista angulata* (L.) Taubert se distingue du précédent par ses rameaux de l'année qui restent subcylindriques, ses fleurs petites à étendard peu développé, émarginé, et son stigmate nettement extrorse.

Répartition géographique. — Les *Gonocytisus* sont des Genêts originaires d'Asie Mineure, particulièrement de Syrie.

Genistella Tournefort.

Parmi les *Genistella*, que Tournefort avait considérés comme genre, mais qui, après lui, furent abaissés au rang de section

des *Genista*, la considération de la structure anatomique, confirmant du reste un grand nombre de faits morphologiques, nous fera réunir des espèces souvent classées par les auteurs, les unes parmi les Genêts, les autres parmi les Cytises. Ces espèces présentent un grand nombre de caractères communs, mais se distinguent en effet par leurs graines dépourvues de strophioles ou au contraire strophiolées.

Ce sont des arbrisseaux ou sous-arbrisseaux inermes, à rameaux et ramules alternes, quasi articulés, munis de côtes dont deux ou trois sont très développées, formant des rubans coriaces, larges, qui flanquent les rameaux sur toute leur longueur, se rétrécissant à chaque nœud. Les feuilles sont simples, sessiles, plus ou moins persistantes ou remplacées par des phyllodes. Elles sont décurrentes de part et d'autre de la tige et en continuation avec les ailes.

Les fleurs sont en grappes terminales sur des ramules nouveaux, ou bien en fascicules, corymbes ou capitules, sur des rameaux plus âgés ou de petits ramules spéciaux. Le calice est persistant, il a le labre supérieur bifide, caractéristique des *Genista*. La carène, droite, contient les organes reproducteurs. Le légume est étroit oblong, compressé, assez court ; il contient de une à six graines, tantôt strophiolées, tantôt pas.

Types de morphologie interne.

Les larges ailes qui bordent les rameaux dans toute leur longueur donnent à la coupe, faite transversalement dans le milieu d'un entre-nœud, une forme très allongée particulière.

Examinons le *Genista sagittalis* L. (1). La tige présente quatre ou cinq côtes dont deux ou trois sont très peu saillantes, tandis que les deux dernières, opposées, sont très développées. La stèle, circulaire, envoie dans les petites côtes une aile fibreuse péricyclique large qui va presque toucher l'épiderme ; dans les deux ailes développées en rubans, elle détache une méristèle complète logée dans le bord externe du ruban, dont l'aile de

(1) Comparez avec Russell, *Sur les faisceaux corticaux de quelques* Genista (Bull. Soc. bot. de France, XXVII, p. 139; 1890), et Briquet, *loc. cit.*, p. 86, 1894, et Van Tieghen, *loc. cit.* (Journ. de Bot., XIX, n° 10, p. 195; 1905).

fibres est séparée de l'épiderme par une seule assise corticale ; elle détache en outre, entre celle-ci et la stèle, deux ou trois petites méristèles complètes semblables, superposées suivant le rayon. De larges faisceaux libéroligneux correspondent aux ailes exclusivement fibreuses et de plus petits aux méristèles. La couche de bois, épaisse, entoure une petite moelle très lignifiées, contenant çà et là des cristaux d'oxalate de calcium.

L'écorce est épaisse et nettement palissadique, surtout dans les rubans ; son épiderme, à cuticule d'épaisseur à peu près constante un peu plus considérable au sommet, est composé de petites cellules régulières, çà et là interrompues par des cellules beaucoup plus grandes, aquifères. Il n'y a pas de poils ; les stomates ne sont que peu enfoncés dans l'épiderme.

Au nœud, comme le décrit Van Tieghem, les deux rubans se rétrécissent et se réduisent. Les méristèles situées dans les rubans se reconstituent en une seule méristèle. « La feuille s'insère sur celle des deux faces de la tige aplatie qui n'a qu'une petite côte et prend pour méristèle médiane le faisceau correspondant avec son aile fibreuse péricyclique et pour méristèles latérales les deux méristèles corticales des rubans rétrécis. »

Le périderme est péricyclique : il se forme au-dessous des arcs et ailes fibreuses, il exfolie les côtes et les rubans et rend la tige cylindrique.

Si nous comparons cette structure à celle du *Genista tridentata* L. (1), nous voyons qu'elle est identique, sauf qu'elle présente, suivant les variétés, des ailes en rubans plus ou moins développées et contenant un nombre plus ou moins grand de méristèles étagées radialement dans leur écorce ; le nombre de méristèles et leur orientation sont très variables, ils dépendent de la hauteur de la coupe dans l'entre-nœud et de la variété du *Genista* considéré (2).

Toutes ces méristèles se refondent et au nœud sont réduites à une seule dans chaque aile ; le phyllode reçoit, comme précédemment, trois méristèles qui rapidement se subdivisent à nouveau comme dans la tige. Les poils de cette espèce sont remar-

(1) Voy. Briquet, *loc. cit.*, p. 87 ; 1894.

(2) Dans les variétés de *G. tridentata* à ailes larges comme la variété *lasiantha*, on peut trouver huit à dix méristèles complètes dans chaque ruban.

quables parce que la longue cellule terminale s'insère obliquement sur les cellules basales, se prolongeant en un bras latéral. Les stomates s'ouvrent au fond d'un puits cuticulaire profond. Le périderme, péricyclique, arrondit la tige et exfolie les ailes.

Types de morphologie externe.

Le *Genista sagittalis* L. est un sous-arbrisseau à rameaux en général herbacés. Les rameaux stériles sont couchés, les florifères sont dressés, un peu velus, quasi articulés, ils ont deux larges ailes rubanées. Les feuilles sont alternes, sessiles, unifoliolées, à stipules dentiformes plus ou moins avortées, à foliole non fugace, oblongue, plate, obtuse à la base, aiguë au sommet, d'un vert pâle. Les fleurs sont disposées en grappes allongées terminales. Le pédicelle naît à l'aisselle d'une bractée courte et étroite, il porte au sommet deux bractéoles velues. Fleur : calice persistant, à poils laineux, campanulé, à segments du labre étroits, aigus, triangulaires, lancéolés ; — labiole un peu plus grand que le labre, un peu aigu, trifide, chaque partie étant triangulaire, aiguë, allongée, la médiane plus courte que les latérales ; — étendard glabre, arrondi, large, à peine émarginé au sommet, presque aussi long que la carène ; — ailes glabres, oblongues-obtuses ; — carène soyeuse le long de la soudure des deux pétales, à limbe court, arrondi-oblong, très obtus, munis d'une petite auricule aiguë, de nectaire et de pleuridie ; — stigmate globuleux, un peu oblique.

La gousse laineuse, portant encore les restes flétris du calice et de la corolle, est oblongue, étroite, aiguë, mucronée. Elle contient quatre à cinq graines non strophiolées.

[Calice : tube 2,5, labre 4,5, segments du labiole 2 ; corolle : E. $9 + 2,5 \times 8,8$; A. $10 + 2 \times 3,5$; C. $9 + 3 \times 3$; gousse : $16 \times 3,5$.]

Le *Genista tridentata* L. est un sous-arbrisseau de moins de $0^m,50$, dont le port et les rameaux largement ailés rappellent le *Genista sagittalis* L. : les ailes rubanées flanquant les rameaux sont vertes, de largeur variable (2 à 6 millimètres) à marges cartilagineuses souvent ondulées. Les feuilles ici sont

remplacées par des phyllodes quelquefois presque avortés, aplatis, coriaces, beaucoup plus courts que les entre-nœuds, à bords latéraux décurrents et continus avec les ailes de l'entre-nœud inférieur.

L'inflorescence, suivant les variétés, est un fascicule, un court corymbe ou un capitule à l'extrémité d'un petit ramule latéral ou d'un rameau plus âgé. A l'aisselle d'une bractée courte et arrondie, obovée, prend naissance le pédicelle des fleurs. Il porte deux bractéoles filiformes ciliées, presque aussi longues que le calice. Les fleurs ne diffèrent du *G. sagittalis* que par les segments du labre qui sont un peu plus courts, la carène qui est plus velue et le stigmate droit.

La gousse, oblongue, courtement acuminée, assez courte, contient deux ou trois graines strophiolées.

Spach (1), d'après le mode d'inflorescence, fait un nombre d'espèces considérable. Mais elles ne sont pas valables, car on trouve tous les intermédiaires (2) entre les espèces *lasiantha* et *scolopendria*, remarquables par leurs ailes très larges et l'espèce *stenoptera*, à ailes très étroites et phyllodes développées oblongues, étroites, semblables à des feuilles.

Distribution géographique. — Le *Genista sagittalis* L. habite dans toute l'Europe moyenne et méridionale ; quant au *Genista tridentata* L., il préfère les lieux arides et chauds du Portugal, de l'Espagne, de l'Algérie et du Maroc.

CLASSIFICATION DES GENISTELLA

A. Graines strophiolées ; des phyllodes à stomates très enfoncés et poils coudés prolongés en un bras latéral..... *G. tridentata* L.
B. Graines non strophiolées ; des feuilles à stomates peu enfoncés et poils ordinaires filiformes rares..... *G. sagittalis* L.

Scorpioides Spach.

Les *Scorpioides* Spach sont des arbrisseaux à longues épines axillaires, frutescentes, aristées et stériles, ou épointées, et portant après la première année des ramules feuillés et florifères. Les rameaux et les ramules alternes feuillés ont

(1) Spach, *loc. cit.* (Ann. Sc. nat., p. 147); 1844-45.
(2) Voy. Briquet, *loc. cit.*, p. 133 ; 1894.

pour la plupart, sinon tous, leur sommet épineux. Les feuilles munies de deux stipules subulées en aiguillon, sont alternes, uni- ou trifoliolées, non fugaces; elles laissent sur la tige des cicatrices petites non épaissies.

L'inflorescence est variable : fleurs solitaires, en grappes, ou en fascicules terminant des ramules grêles, simples. Le pédicelle prend naissance à l'aisselle d'une bractée foliacée ou d'une feuille ; il porte, situées dans sa partie supérieure, deux bractéoles qui tombent assez rapidement. Le calice se sépare annulairement un peu au-dessus de la base, il est caduc ainsi que la corolle. La carène et les ailes pendent. Le stigmate est introrse. La gousse, allongée, linéaire, est polysperme.

Principaux types de morphologie interne.

Cette section offre des structures anatomiques assez différentes entre elles, car si la feuille prend à la tige dans toutes les espèces trois faisceaux vasculaires, ces faisceaux ne se détachent pas de la stèle à la même hauteur et effectuent, suivant les cas, des parcours plus ou moins longs dans l'écorce de la tige avant de passer au pétiole.

Cette manière d'insertion de la feuille retentit sur la structure des entre-nœuds qui, suivant les espèces, présentera des méristèles complètes dans l'écorce ou, au contraire, en sera dépourvue :

1° *Espèces possédant des faisceaux dans l'écorce.* — Ces espèces, au nombre de deux, le *Genista ferox* Poiret et le *Genista Morisii* Colla, correspondent à la première subdivision de la section faite par Spach (1), en 1845, basée sur la morphologie externe et caractérisée par des feuilles, les unes trifoliolées, les autres unifolioliées.

Ainsi le *Genista ferox* Poiret, en coupe transversale dans le milieu d'un entre-nœud, présente huit ou neuf côtes larges, aplaties au sommet, ménageant entre elles des cannelures à fond arrondi, de même largeur à peu près que les côtes elles-mêmes. La cuticule est très épaisse, un peu amincie dans les sillons, où sont localisés de nombreux poils simples, allongés, et des stomates.

(1) Spach, *loc. cit.* (Ann. des Sc. nat., 3e série III, t. III, p. 106; 1845).

Trois des côtes renferment une aile fibreuse péricyclique qui s'étend en éventail et touche presque à l'épiderme au sommet de ces côtes, où l'écorce est réduite à une seule assise dépourvue de chlorophylle, tandis qu'elle comprend quatre à six assises de cellules parenchymateuses, très chorophylliennes, en dedans des sillons. Alternes avec les précédentes, d'autres côtes plus grandes contiennent des méristèles complètes avec un faisceau vasculaire coiffé d'une aile fibreuse en éventail, entourées d'un endoderme à grandes cellules régulières à contenu amylacé.

Les vaisseaux ligneux et libériens sont groupés en faisceaux larges et peu élevés correspondant les uns aux côtes et les autres aux sillons; le bois est peu abondant, tandis que la moelle est très volumineuse et reste assez longtemps, surtout dans la région centrale, peu lignifiée.

Au nœud, la feuille prend naissance de trois côtes : elle s'insère vis-à-vis d'une côte à aile exclusivement péricyclique, entre deux côtes à méristèles complètes. Elle prend à la tige son faisceau médian détaché de la stèle au nœud même et les deux méristèles complètes latérales déjà séparées dans 'entre-nœud inférieur.

Les trois côtes passées à la feuille se remplacent rapidement et la tige, à une faible hauteur au-dessus du nœud, a de nouveau sa forme complète.

L'insertion de la feuille se fait d'une façon identique dans le *Genista Morisii* Colla, et la structure du rameau jeune se trouve essentiellement la même dans l'entre-nœud, pourtant les sillons entre ces côtes sont peu profonds et très larges; le contour de la coupe forme alors une étoile à huit branches.

La moelle, dans cette espèce, est très peu développée, mais très lignifiée.

Dans les deux types de Genêts que nous venons d'étudier le périderme se forme en dedans du péricycle; il exfolie l'écorce tout entière et les fibres péricycliques.

Au sujet du *Genista ferox* Poir., il faut observer que, dans certaines côtes, les méristèles complètes sont encore imparfaitement détachées de la stèle dans la région moyenne de l'entre-nœud et ne se séparent que dans le voisinage du nœud.

Le nombre des côtes contenant des méristèles complètes est donc diminué et cette espèce marque une tendance à se rapprocher des Genêts de la deuxième section qui n'ont pas de faisceaux dans l'écorce.

Espèces dépourvues de méristèles dans l'écorce. — Les Genêts de cette section ne possèdent que des feuilles unifoliolées.

C'est d'abord le *Genista Scorpius* DC., dont la coupe dans le milieu de l'entre-nœud présente huit côtes et autant de sillons larges et profonds contenant de nombreux poils. Ces côtes rappellent absolument par leur forme celles du *Genista ferox* Poiret, et ces Genêts se ressemblent tout à fait par leur structure. L'écorce, l'endoderme, la moelle, ont le même aspect ; mais, dans la stèle, les faisceaux destinés aux feuilles se détachent d'assez bonne heure, s'écartent légèrement du cercle libéroligneux, pénètrent dans la côte qui les surmonte, repoussant un peu la base des ailes fibreuses péricycliques qui les coiffent ; pourtant, ce qui les distingue du *Genista ferox* Poiret, ils ne se séparent jamais complètement de la stèle à ce niveau. Il y a donc, dans quatre côtes sur huit, une tendance à la méristèle complète, mais la séparation totale n'a lieu qu'au nœud même, où la feuille, comme précédemment, reçoit trois faisceaux de trois côtes voisines.

Le *Genista corsica* DC., et le *Genista lucida* Camb. ont la même structure que le *G. Scorpius* DC. ; mais les sillons larges sont à peine marqués par une légère concavité ; la coupe présente, comme dans le *Genista Morisii* Colla, la forme d'une étoile à onze ou douze côtes. L'écorce, en dedans des sillons, est épaisse, et il n'y a pas de tendance à la formation de méristèles complètes.

Quant au périderme, il ne peut servir à distinguer ces espèces des Genêts de la première section, car il se forme de même, en dedans du péricycle.

Principaux types de morphologie externe.

Les *Scorpioides* présentent, comme nous l'avons dit plus haut, un premier groupe d'espèces dont les feuilles sont, les unes trifoliolées, les autres unifoliolées. Parmi celles-ci se range le

Genista ferox Poiret, arbrisseau de 1 à 3 mètres. Il possède de grandes épines axillaires dressées ou divergentes, droites, très fortes, longues d'une dizaine de centimètres, dépassant de beaucoup la grandeur des entre-nœuds. Les épines sont striées ainsi que les rameaux et portent des feuilles et de jeunes ramules latéraux, inermes feuillés et souvent florifères, pubescents. Les feuilles, alternes, égalent les entre-nœuds. Quelques-unes sont trifoliolées, la plupart n'ont qu'une seule foliole, avec petites stipules aiguës, épineuses, courtes.

Les folioles sont subsessiles, lancéolées, les supérieures souvent plus larges, spathulées ou obovées, mucronées ; elles sont glabres en dessus, soyeuses en dessous. Les fleurs sont disposées par 5 à 15 en grappes feuillées denses, terminant de petits ramules latéraux. Elles sont grandes et odorantes, portées par un pédicelle égalant le tube du calice, muni de bractéoles ovées ou oblongues lancéolées, très petites ; elles ont l'organisation suivante : calice peu soyeux, campanulé ; segments du labre triangulaires lancéolés, très aigus, aussi longs que le tube ; labiole cunéiforme, trifide, à segments égaux très étroits presque filiformes ; — corolle glabre : étendard à onglet grêle et limbe plus ou moins obtus, plus court que la carène ; — ailes oblongues, obtuses, munies de petites pleuridies : — carène étroite, allongée, très obtuse, formée de deux pétales oblongs, à auricule aiguë, légèrement soudés par le bord antérieur ; — style incurvé terminé par un stigmate globuleux oblique en arrière ; — gousse oblongue linéaire étroite, plate, légèrement soyeuse contenant cinq à douze graines.

[Foliole : 10 à 12 × 3 à 4 ; calice : tube 2,5, segments du labre 3, segments du labiole 2 ; étendard 10 + 2,5 × 9 ; ailes 9 + 3 × 3 ; carène 8 + 4,5 × 2 ; gousse 30 × 4.]

Le *Genista Morisii* Colla se distingue du précédent surtout par son port. Les tiges, très rameuses, à écorce crevassée, rugueuse, sont épineuses de bonne heure. Les rameaux, alternes, dressés, arqués, ascendants, assez lâches, sont striés, grêles, feuillés et épineux. Les épines sont droites, divariquées ou dressées, simples, plus longues que les entre-nœuds ; elles sont beaucoup plus courtes que celles du *Genista ferox* Poiret [1 à 3 centimètres de long], très ténues, et se terminent en une pointe

subulée très aiguë et très piquante. Elles ne sont jamais florifères, mais portent de petites feuilles fugaces, dont il ne reste le plus souvent que les stipules filiformes, aiguës, épineuses, longues de 3 à 4 millimètres. Ces feuilles, sur les rameaux, sont le plus souvent trifoliolées à leur base, unifoliolées vers le sommet ; elles sont alternes et sessiles ; leurs folioles soyeuses sont linéaires, lancéolées ou oblongues, mucronées, souvent s'enroulant en se desséchant.

Les fleurs sont disposées en grappes lâches, terminales, sur des rameaux de l'année, inermes, grêles, velus soyeux, portant des feuilles très rapprochées. Elles ont un pédicelle égalant le calice, né à l'aisselle d'une feuille, et portent deux bractéoles courtes, subulées vers le sommet. Ces fleurs, dont le calice soyeux possède un tube assez long, sont voisines des fleurs de l'espèce précédente ; elles ont une corolle glabre, sauf quelques soies très rares sur la carène. La gousse, linéaire ou sublancéolée, rarement un peu arquée, est d'abord très hirsute, puis devient glabre.

[Feuilles : 5 à 7 × 1 à 1,5 ; calice : tube 4, segment du labre 3 ; du labiole 2,2 ; corolle, E. 10 + 4 × 8 ; aile, 5 + 7 × 1,5 ; C. 8,5 × 5,5 × 2 ; légume 25 × 4.]

Considérons maintenant le *Genista Scorpius* DC, qui nous servira de type du groupe des *Scorpioides* à feuilles toutes unifoliolées. C'est un arbuste de 1 à 2 mètres de hauteur, glabre, très épineux et très rameux, peu feuillé ; ses rameaux étalés, entrelacés, striés, épineux au sommet et munis d'épines axillaires fortes, vulnérantes, simples ou rameuses, divariquées, portent d'abord des feuilles, mais se dépouillent rapidement. Les feuilles, toutes simples, courtement pétiolées, petites et rares, ont deux stipules épineuses. Les folioles sont oblongues linéaires ou oblongues, les florales, ovées ou subarrondies, glabres en dessus, pubescentes en dessous.

Les fleurs sont pédicellées, rarement solitaires ou géminées, le plus souvent en fascicules axillaires rapprochés, formant dans leur ensemble une longue grappe composée, épineuse, feuillée à la base, disposées tantôt sur les épines latérales, tantôt à l'extrémité des rameaux. La fleur se compose de : calice à pubescence soyeuse appliquée, à deux lèvres subégales ; seg-

ments du labre triangulaires, aigus, larges à la base ; labiole court, trifide ; corolle glabre ; étendard arrondi, ovale, émarginé, plus grand que les ailes et la carène ; ailes oblongues, obtuses, avec pleuridie ; carène oblongue, très obtuse, non rostrée, à auricule aiguë, voisine de l'onglet grêle ; stigmate papilleux introrse ; — légume oblong, allongé, acuminé, très glabre contenant deux à six graines.

[Foliole : 4 à 5 ; calice : tube 2,5 ; segments supérieurs 1,5 ; segments inférieurs, 0,8 ; corolle : E. 8 + 2 × 8 ; A. 7 + 2 × 3,5 ; C. 6,5 + 2,5 × 2,5 ; légume 15 à 30 × 3,5.]

Les épines du *Genista lucida* Camb., sont plus longues (3 à 4 centimètres) que celles du *Genista Scorpius* DC. Elles sont rapprochées, très nombreuses, robustes, vulnérantes, souvent simples, quelquefois trifurquées, toujours stériles et dépourvues de feuilles. Le *Genista lucida* est un arbrisseau à feuilles unifoliolées très fugaces ; les folioles sont petites, oblongues obtuses, glabres et coriaces, munies de deux stipules spinescentes. Les fleurs, par cinq à dix, forment des grappes courtes et denses sur des rameaux florifères très courts, munis quelquefois de quelques épines à la base, mais toujours inermes vers le sommet. Les fleurs sont subsessiles ; bractée et bractéoles sont subulées, très petites. Le calice soyeux a un tube très court : ses segments, au contraire, sont étroits et allongés aigus. L'étendard, à dos soyeux, est plus court que la carène : celle-ci, oblongue, très obtuse, est pendante. Le stigmate est introrse.

[Calice : tube 1,8, segments supérieurs 2,2, segments du labiole 2 ; corolle : E. 8 + 2 × 4 ; A. 7,5 + 3 × 1,8 ; C. 9 + 3 × 3.]

Le *Genista corsica* DC. reste très bas : il ne dépasse pas $0^m,20$ à $0^m,60$. Glabres ou pubescents, peu feuillés, entrelacés, ses rameaux sont garnis d'épines latérales étalées, robustes, courtes [environ 2 centimètres], simples en général. Les feuilles sont petites, subsessiles, oblongues, avec des stipules spinescentes. Sur des ramules latéraux, courts et épineux, les fleurs sont solitaires ou par petits fascicules, portées par des pédicelles grêles deux fois plus longs que le calice. Le légume, glabre, irrégulièrement linéaire, est bosselé et contient quatre à huit graines noires [15 à 30 × 4 à 5].

Distribution géographique. — Les Genêts de la section *Scorpioides* habitent la région méditerranéenne : le *G. Scorpius* DC. est le plus répandu, le *G. ferox* Poiret est particulier à l'Algérie et le *G. myriantha* Bal. au Maroc ; les autres habitent les îles méditerranéennes : le *G. Melia* Boiss. se trouve dans l'Archipel grec, dans l'île de Mélos, le *G. corsica* DC. et le *G. Morisii* Colla sont particuliers à la Corse et à la Sardaigne, le *G. lucida* Camb. habite les Baléares.

CLASSIFICATION DES SCORPIOIDES

I. Feuilles les unes 1- les autres 3-foliolées (les unifoliolées en général sur les rameaux florifères) ; tige munie de huit côtes, contenant des méristèles complètes dans son écorce.
  + Épines très fortes d'environ 10 cent. portant feuilles et souvent ramules feuillés et florifères ; feuilles oblongues lancéolées ; côtes larges et arrondies, aussi larges que les sillons, moelle très développée..... *G. ferox* Poiret.
  ++ Épines très aiguës grêles, de 2 à 3 cent., feuillées, jamais florifères ; feuilles linéaires oblongues ; côtes petites, beaucoup plus étroites que les sillons ; moelle peu développée..... *G. Morisii* Colla.

II. Feuilles toutes 1-foliolées ; tige sans faisceaux libéroligneux dans l'écorce.
  α. Épines feuillées, stériles ou portant des ramules florifères ; étendard plus long que la carène ; coupe de la tige en étoile à huit branches.
    + Épines très fortes, glabres, le plus souvent simples et trifurquées, d'abord feuillées puis dénudées ; fleurs en petits faisceaux axillaires feuillés rapprochés à l'extrémité des rameaux et sur les épines latérales..... *G. Scorpius* DC.
    ++ Épines plus longues, rameuses, velues, hirsutes ; feuilles oblongues ; fleurs en glomérules multiflores..... *G. Melia* Boiss.
  β. Épines aphylles et stériles.
    + Épines le plus souvent simples ou trifurquées, longues de 3 à 4 cent. ; fleurs cinq à dix en grappes courtes, denses, aphylles sur des ramules florifères très courts munis de quelques épines à la base ; étendard plus court que la carène ; coupe en étoile à douze branches..... ..... *G. lucida* Camb.
    ++ Épines latérales étalées, robustes et en général simples, de moins de 2 cent. ; fleurs solitaires ou par deux à six en faisceaux non feuillés sur des ramules courts, épineux, latéraux ; étendard égalant la carène ; coupe en étoile à onze côtes..... *G. corsica* DC.

Spartioides Spach.

Dans la section des *Spartioides*, Spach range des éléments assez hétérogènes, arbrisseaux élevés ou sous-arbrisseaux bas

présentant les caractères communs suivants : ils sont inermes, avec des rameaux et ramules alternes, mutiques, cylindriques, striés. Les feuilles, quelquefois munies de deux petites stipules dentiformes, sont alternes, ou les unes alternes, les autres en petits fascicules. Leurs folioles, non fugaces, laissent après leur chute sur la tige une trace épaissie en forme de tubercule à trois côtes. Les fleurs sont latérales sur les rameaux, par une, deux ou trois à l'aisselle de feuilles, ou bien elles terminent les ramules nouveaux et forment alors des grappes, fascicules ou capitules ; elles naissent à l'aisselle de bractées très petites ou nulles. Le pédicelle porte deux bractéoles persistantes. Le calice est persistant, la corolle marcescente. L'étendard égale ou dépasse la carène qui reste droite, non pendante et renferme les organes reproducteurs. Le légume est allongé oblong, étroit.

Principaux types de morphologie interne.

Les coupes faites transversalement dans la région nodale des rameaux des divers types de *Spartioides* indique que la feuille reçoit, de trois côtes voisines, trois méristèles complètes de la tige : la médiane, séparée de la stèle au nœu dmème, les deux latérales plus ou moins tôt, dans les entre-nœuds inférieurs. Cette régularité dans la constitution du nœud ne se retrouve pas dans l'étude de la structure comparée des entre-nœuds, qui présenteront, suivant les espèces, des méristèles complètes dans l'écorce ou bien en seront dépourvus.

Examinons d'abord le *Genista cinerea* DC. En coupe transversale au milieu d'un entre-nœud, un jeune rameau présente huit côtes (1) larges, aplaties au sommet, rapprochées, séparées les unes des autres par des sillons contenant de nombreux poils et des stomates. Ces côtes sont revêtues d'une cuticule très épaisse sur leurs sommets, beaucoup plus mince dans les sillons. Elles contiennent chacune une aile de fibres à parois très épaisses peu lignifiées, plus large au sommet qu'à la base, séparée de l'épiderme par une assise de cellules corticales. Dans quatre

(1) Certains échantillons en ont dix.

côtes ces ailes sont reliées à la base avec la stèle et font partie du péricycle ; dans quatre autres, elles sont séparées complètement de la stèle, font partie d'une méristèle complète dont elles coiffent le faisceau libéroligneux. Les côtes à méristèles complètes alternent régulièrement avec celles qui possèdent des ailes fibreuses ; pourtant, par exception, on trouve des échantillons où deux ailes semblables, ou deux méristèles semblables, sont voisines. L'écorce est épaisse, même sur les flancs des côtes ; elle est très riche en chlorophylle et palissadique dans ces assises externes.

Le péricycle différencie, outre les ailes fibreuses dont nous avons parlé, de longs arcs fibreux, épais de deux ou trois assises.

La stèle, peu volumineuse, a un système vasculaire bien développé. Les faisceaux du bois sont séparés entre eux par des fibres semblables à celles du péricycle, mais plus fortement lignifiées. La moelle est formée de grands éléments polygonaux à parois très lignifiées, relativement épaisses. Elle occupe un espace restreint au centre de la tige.

La feuille s'insère entre deux côtes à méristèles complètes, en face d'une côte à aile exclusivement fibreuse. La tige, au-dessus du nœud, n'a plus que cinq côtes. Puis rapidement trois petites côtes se forment successivement et la coupe redevient complète.

Les *Genista ramosissima* Boiss., *G. murcica* Coss., *G. cinerascens* Lange, *G. Oretana* Webb, considérés par certains morphologistes comme synonymes du *Genista cinerea* DC., ont en effet la même structure que celui-ci et les seules différences que l'on trouve sont : le nombre des côtes, qui oscille entre huit et dix, et leur forme plus ou moins élargie au sommet.

Le *Genista obtusiramea* Gay a une structure semblable.

La coupe de l'entre-nœud du *Genista albida* Willd. ne présente que six côtes élargies au sommet en massues, étranglées à la base. De la sorte les sillons ne communiquent avec l'extérieur que par une fente étroite, mais ils s'élargissent et présentent une cavité assez spacieuse en dessous de leur ouverture, qui contient de nombreux poils allongés et des stomates.

La cuticule, sur le sommet des côtes, est très épaisse. Trois des côtes sont en général un peu plus développées que les

autres : elles contiennent chacune une méristèle complète. Les trois autres côtes contiennent des ailes fibreuses attenant encore au péricycle. L'écorce, réduite à une seule assise aplatie incolore sur les sommets des côtes, est formée de quatre à cinq assises en dedans des sillons, où elle est fortement chargée de chlorophylle. Quant à la stèle, elle ressemble à celle du *Genista cinerea* et elle est peu développée.

Si l'on trouve une structure analogue dans le *Genista Villarsii* Clementi, il n'en est pas de même dans le *Genista Sakellariadis* Boiss. et Orph., ni dans le *Genista florida* L. Là, en effet, on constate que les faisceaux foliaires ne se détachent que vers le milieu de l'entre-nœud, au niveau de notre coupe transversale, au lieu de se séparer bien au-dessous comme dans les espèces précédentes. Il y a bien des méristèles dans deux ou trois côtes, mais quelques-unes sont à peine séparées, la portion de l'endoderme qui entoure la méristèle est encore accolée à l'endoderme général et l'arc de fibres péricycliques qui se reforme habituellement en dessous de la méristèle, dans la stèle, n'est pas encore ressoudé : ses deux tronçons sont séparés par une région non fibreuse. Les méristèles foliaires ne se séparent donc que vers la moitié de l'entre-nœud et le chemin parcouru dans l'écorce est beaucoup plus court que dans les *Genista cinerea* ou *albida*. Ce chemin se raccourcit encore chez le *Genista polygalæfolia* DC. et les trois faisceaux foliaires ne se séparent que dans la région même du nœud. Il en découle que dans une coupe transversale au milieu de l'entre-nœud on ne trouve pas de méristèles dans les dix côtes en massues de cette espèce : toutes les côtes contiennent une aile de fibres rattachée au péricycle.

Il faut rapprocher de cette structure, mais en lui donnant une place un peu spéciale, celle du *Genista sericea* Wulf. Ce Genêt rappelle le précédent par la forme de ses côtes dont les contours sont toutefois beaucoup plus irréguliers, par son écorce, et même par sa stèle qui ne détache ses faisceaux foliaires que dans la région nodale (1) ; mais il en diffère par la constitution de son péricycle. Celui-ci envoie dans chaque côte une aile en forme d'éventail élargi au sommet, mais la constitution

(1) Donc il n'y a pas de méristèles complètes dans l'écorce.

de cette aile est remarquable. Au lieu d'être formée d'un tissu homogène fibreux, elle est formée de grandes cellules un peu collenchymateuses ne contenant pas de chlorophylle, avec, de place en place, des îlots plus ou moins développés de cellules fibreuses à parois très épaissies et lignifiées. L'aile est donc composée de petits paquets de fibres cimentés par du collenchyme, comme chez les *Genista* de la section *Retama*.

Fig. 20. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista sericea*; *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

Principaux types de morphologie externe.

Les types de cette section sont hétérogènes; les uns sont des arbrisseaux élevés atteignant 2 mètres, les autres au contraire sont petits, couchés, et ne dépassent pas quelques centimètres.

Certaines espèces ont leurs fleurs latérales solitaires ou par deux à l'aisselle de feuilles formant, dans leur ensemble, une grappe interrompue qui termine les rameaux; les feuilles sont très petites. C'est dans cette catégorie que se range le *Genista cinerea* DC., sous-arbrisseau de $0^m,40$ à $0^m,80$, d'un vert blanchâtre, à feuillage rare et grêle, à tige dressée très rameuse, produisant des rameaux à écorce jaunâtre lacérée, rapidement dénudée, et des ramules rapprochés, grêles, allongés, dressés et verts.

Son port rappelle celui du *Cytisus scoparius*, dont il a toutes les allures, mais il est exclusivement calcicole; tandis que ce dernier est silicicole.

Les feuilles, rares, à stipules dentiformes minuscules, à coussinet épais, sont sessiles, persistantes, unifoliolées, alternes, à foliole étroitement lancéolée ou, en général, sur les rameaux florifères, oblongues, plus larges.

Les fleurs sont solitaires ou géminées, leur pédicelle court porte deux bractéoles très petites, sétacées. Elles comprennent :

Calice soyeux : segments du labre triangulaires ou lancéolés aigus, plus longs que le tube ; labiole plus long que le labre, étroit, terminé par trois dents aiguës et longues, la médiane dépassant les latérales ; — étendard arrondi, émarginé, plus ou moins velu sur toute la face extérieure, égalant la carène ; ailes oblongues, longues, obtuses, à auricule petite munie d'un bouquet de longs poils, large pleuridie ; — carène soyeuse, oblongue, très obtuse ; style incurvé terminé par un stigmate droit un peu plus développé en arrière.

La gousse est oblongue, lancéolée, aiguë et mucronée, soyeuse ; elle contient deux à cinq graines olivâtres.

Cette espèce est assez polymorphe, car l'indument, la forme des feuilles, leur grandeur, le port général, peuvent se modifier dans certaines limites. On distingue des variétés à fleurs en grappes plus ou moins denses, à étendard tantôt tout glabre, tantôt à dos soyeux sur toute la surface ou seulement sur la nervure médiane, à rameaux jeunes soyeux, argentés ou glabres. Ces diverses formes ont porté les noms suivants que l'on doit considérer comme des synonymes : *Genista cinerascens*, *Genista murcica*, *Genista ramosissima*, *Genista oretana*, etc.

Le *Genista obtusiramea* Gay est différent : c'est un arbrisseau bas, à tronc et rameaux âgés couverts d'une écorce marron, lisse ; les ramules et jeunes rameaux sont striés, tuberculeux, très obtus, couronnés par un coussinet foliaire presque globuleux et tridenté. Les feuilles, petites, uni ou trifoliolées, souvent pliées en long, argentées sur les deux faces, surtout l'inférieure, ont leurs folioles étroites, lancéolées, aiguës sur les rameaux stériles, plus larges, ovales sur les florifères. Le calice pubescent a deux lèvres subégales ; mais le labiole se termine par trois dents plus longues que dans le *Genista cinerea*. De plus, l'étendard dépasse en général la carène.

Le légume est allongé, laineux-soyeux.

Le *Genista albida* Willd. a des rameaux diffus couchés, un tronc rugueux et tortueux ; il ne dépasse pas une vingtaine de centimètres. Les ramules sont grêles, striés, tuberculeux ; ils portent des feuilles alternes, sessiles, unifoliolées, presque aussi

longues que les entre-nœuds, couvertes comme les ramules de pubescence soyeuse argentée. La foliole est tantôt oblongue, lancéolée aiguë, tantôt ovale ou spatulée, couverte de poils appliqués sur la face inférieure, glabre supérieurement, longue de 2 à 8 millimètres.

Le *Genista Villarsii* est encore plus petit que le précédent, les feuilles n'ont que 4 à 5 millimètres, mais dépassent pourtant la longueur des entre-nœuds.

Tous les *Spartioides* n'ont pas leurs fleurs latérales, solitaires ou par deux : l'inflorescence est différente dans le *Genista Sakellariadis* Boiss. et Orph. ou le *Genista sericea* Wulf. Les fleurs sont capitées, ou groupées en fascicules au sommet des ramules, où elles sont réunies par une à cinq, portées par des pédicelles très courts, munies d'un involucre de quelques feuilles à la base.

Le *Genista sericea* Wulf. est un arbrisseau bas à rameaux ligneux décombants, lisses et marrons, glabres et sans feuilles. Les ramules de l'année sont grêles, dressés, soyeux et portent de grandes feuilles plus longues que les entre-nœuds. Ces feuilles sont simples, unifoliolées, sessiles, alternes, non stipulées. Les folioles sont lancéolées aiguës ou oblongues spatulées, obtuses, vert clair en dessus, hirsutes, soyeuses en dessous [surface 12 à 20 × 4 à 3].

Fleurs : calice soyeux, hirsute, campanulé ; labre à segments triangulaires aigus ; labiole plus long, un peu aigu, terminé en trois lobes liguliformes aigus, courts ; — étendard jaune très hirsute-soyeux, arrondi, émarginé ; — ailes oblongues, extrêmement obtuses, à auricule aiguë et nectaire, couvertes d'une épaisse couche de longs poils soyeux ; — stigmate introrse.

La gousse est oblongue lancéolée, droite, large et assez courte, polysperme.

Le *Genista Sakellariadis* Boiss. et Orph. est très voisin du *G. sericea* dont il diffère par les feuilles plus larges, obtuses, les grappes plus courtes, capituliformes, les pédicelles très courtement bractéolés, mais surtout par la structure qui est très différente, comme nous avons pu le voir au précédent chapitre.

Le troisième mode d'inflorescence que l'on peut rencontrer dans la section des *Spartioides* est la grappe terminant des

ramules latéraux. On la rencontre chez des arbrisseaux élevés, presque arborescents comme le *Genista florida* L., le plus grand des *Genista* européens. Les rameaux et ramules, striés, glabres, brillants, portent des feuilles grandes (moins que l'entre-nœud), très courtement pétiolées, à deux stipules minuscules, à foliole unique de forme spatulée ou lancéolée oblongue, argentées en dessous.

Les fleurs, comme nous l'avons dit, forment de belles et longues grappes de $0^m,09$ à $0^m,18$ de long, terminales, assez denses, groupées en panicules. Le pédicelle, plus court que le calice, naît à l'aisselle d'une longue bractée filiforme ou sétacée, plus longue que le calice ; il est muni à son sommet de deux bractéoles courtes appliquées contre le calice.

Fleur : calice soyeux ; segments du labre étroits, triangulaires, très aigus, labiole trifide ; étendard glabre, ovale, dressé ; ailes et carène obtuses, oblongues, à auricules aiguës et à nectaires, soyeuses vers l'extérieur ; stigmate extrorse.

Gousse oblongue, lancéolée, aiguë, acuminée terminée par le style flétri persistant souvent ; elle est plate, soyeuse, et contient deux à quatre graines noires.

[Foliole : 16×4 à 5 ; calice : tube 1,5 ; labre 3,2 ; segments du labiole 1,8 ; corolle : E. $8 + 2,5 \times 8$; A. $8 + 2 \times 2,5$; C. $8 + 2 = 2$; légume : 10 à $18 + 4$.]

Les *Genista leptoclada* Gay et *Bourgaei* Spach doivent être considérés comme des synonymes du précédent, tandis que le *Genista polygalæfolia* DC., très difficile à distinguer au point de vue de la morphologie externe, doit pourtant être envisagé comme une espèce particulière, comme le prouve la différence des structures.

On doit rapprocher de ces arbustes un tout petit arbrisseau à fleurs en grappes courtes, le *Genista pseudopilosa* Cosson, dont les rameaux et les ramules perdent rapidement leurs feuilles. Les ramules tout nouveaux portent de petites feuilles ovées ou oblongues, mucronées, souvent pliées en long ou enroulées sur elles-mêmes, sessiles, alternes, plus courtes que les entre-nœuds, velues fortement en dessous.

Distribution géographique. — L'aire de cette section est assez vaste : le *Genista cinerea* DC. est répandu en Portugal, en

Espagne et dans le midi de la France, le *Genista obtusiramea* Gay dans la région montagneuses des Asturies, le *G. polygalæfolia* en Portugal et les *Genista florida* L. et *pseudopilosa* Coss. dans toute la région méditerranéenne occidentale : Espagne, Maroc et Sahara, tandis que d'autres, comme le *Genista sericea* Wulf., sont particuliers à la région alpine orientale, ou à la Dalmatie comme le *G. Villarsii* Clementi, ou habitent le Monténégro et la Grèce, comme le *Genista Sakellariadis* Boiss. et Orph., ou même l'Asie Mineure, comme le *Genista albida* Willd.

CLASSIFICATION DES SPARTIOIDES

I. Fleurs latérales solitaires ou par deux à l'aisselle de feuilles, formant de longues grappes interrompues sur les rameaux de l'année; feuilles petites; tige à six à dix côtes larges, à sillons étroits élargis au fond avec des méristèles dans l'écorce.

+ Arbrisseau élevé de 0m,40 à 0m,90, dressé, très rameux, éphédroïde, rameaux grêles striés.

Calice à lèvres inégales, l'inférieure plus longue, courtement tridentée. Étendard égalant la carène. *G. cinerea* DC.

++ Arbrisseau bas, rameaux courts tuberculeux, souvent très obtus; feuilles uni ou trifoliolées; calice à lèvres subégales, labiole à dents longues; étendard plus grand que la carène..... *G. obtusiramea* Gay.

+++ Sous-arbrisseau couché très bas, à rameaux tortueux; feuilles toutes unifoliolées.

○ Calice à labiole tridenté; étendard plus court que la carène..... *G. albida* Willd.

○○ Calice à labiole courtement trifide; étendard plus long que la carène..... *G. Villarsii* Clementi.

II. Une à cinq fleurs en fascicules ou subcapitées au sommet des ramules avec quelquefois deux à trois fleurs en dessous à l'aisselle de feuilles; sous-arbrisseaux bas.

○ Pas de faisceaux libéroligneux dans l'écorce.... *G. sericea* Wulf.

○○ Des méristèles complètes dans l'écorce..... *G. Sakellariadis* Boiss. et Orph.

III. Fleurs en grappes terminant des ramules nouveaux.

+ Arbrisseaux de 1 à 2 mètres; rameaux et ramules à feuilles planes, grandes; fleurs à l'aisselle de bractées petites, subulées; grappes longues.

○ Pas de faisceaux libéroligneux dans l'écorce..... *G. polygalæfolia* DC.

○○ Des méristèles complètes dans l'écorce ..... *G. florida* L.

++ Arbrisseaux bas, très rameux, rameaux et ramules dénudés, presque sans feuilles; ramules tout nouveaux à feuilles petites pliées en long; grappes courtes..... *G. pseudopilosa* Coss.

Erinacoides Spach.

On place dans la section des *Erinacoides* Spach des arbrisseaux ou sous-arbrisseaux à rameaux dépourvus d'épines axillaires, mais terminés par une pointe aiguë cartilagineuse. Ces rameaux sont alternes, rigides, cylindriques, striés et comme tuberculés, car les coussinets foliaires sont épaissis. Les feuilles, non stipulées ou possédant des stipules très courtes en forme de dents, sont sessiles, uni ou trifoliolées, alternes sur les rameaux nouveaux ou en petits fascicules sur les plus âgés; elles sont très caduques et tombent rapidement. Les fleurs sont latérales, souvent isolées ou bien subfasciculées par deux à quatre sur les rameaux de l'année. Le pédicelle, assez long, est dépourvu de bractée à la base, mais il porte quelquefois trois bractéoles à son sommet. Le calice est persistant; la corolle est formée de pétales presque égaux, marcescents. Le légume est allongé, polysperme.

Principaux types de morphologie interne.

Chez les Genêts de la section *Erinacoides*, on trouve des tiges à structures assez semblables entre elles, présentant des faisceaux vasculaires dans l'écorce; pourtant certaines espèces, comme le *Genista Hænseleri* Boiss., marquent une transition vers les Genêts qui en sont dépourvus.

Prenons pour exemple le *Genista bætica* Spach. La coupe transversale d'un entre-nœud jeune possède huit larges côtes aplaties au sommet, serrées les unes contre les autres et ne laissant entre elles que d'étroits et profonds sillons, bourrés de longs poils, et où sont localisés les stomates. La cuticule, amincie sur les flancs des côtes, est si développée sur leur sommet que les cellules de l'épiderme sont très surbaissées, presque entièrement obstruées. L'écorce, réduite à une seule assise cellulaire aplatie, non chlorophyllienne, au sommet des côtes, est épaissie en dedans des sillons; elle est alors formée de cinq à six assises, quelquefois légèrement palissadiques.

L'endoderme ne contient pas de chlorophylle. Dans cinq côtes, au milieu de l'écorce, on trouve cinq méristèles complètes du type ordinaire, entourées d'endoderme. Dans chacune des trois autres côtes, la stèle envoie une aile fibreuse de la même forme que celle des méristèles, mais qui, par sa base, n'est pas séparée du péricycle.

Le système vasculaire comprend huit faisceaux libéro-ligneux protégés chacun vers l'extérieur par une aile péricyclique.

La moelle, peu développée, se compose de grandes cellules polygonales à parois minces mais très lignifiées.

Au nœud, la feuille sessile est formée par trois côtes : les deux latérales contiennent des méristèles complètes, la médiane ne contient qu'une aile exclusivement fibreuse. Ces trois côtes s'allongent ; le faisceau correspondant à la médiane se détache de la stèle, s'élargit en éventail et passe à la feuille avec l'aile qui le coiffe. En même temps, les deux faisceaux déjà séparés et situés dans l'écorce des deux côtes voisines passent à la feuille, qui reçoit ainsi trois méristèles foliaires.

Au-dessus du nœud, les deux côtes latérales puis la médiane se reconstituent rapidement, rendant à la coupe sa forme complète.

Cette structure se retrouve sans variations chez la plupart des Genêts de la section *Erinacoides*, comme les *Genista aspalathoides* Poiret et *Genista Lobelii* de Candolle, mais le *Genista Hænseleri* Boissier présente les quelques modifications suivantes : le nombre des côtes est plus considérable : on en trouve treize ; de plus, les unes contiennent une aile fibreuse péricyclique ordinaire, d'autres offrent toutes les transitions entre l'aile fibreuse appartenant au péricycle et la méristèle complète tout à fait séparée.

Dans cette section le périderme naît profondément ; l'écorce avec les ailes péricycliques sont exfoliées.

Principaux types de morphologie externe.

1° Espèces dans lesquelles la carène reste non tombante et contient des organes reproducteurs : Parmi ces Genêts se range le *Genista aspalathoides* Poiret, arbrisseau très rameux dont

les tiges âgées sont jaunâtres et les rameaux plus jeunes soyeux, raides et striés, courts, divergeants, souvent arqués, terminés en épine vulnérante et portant de petits tubercules, traces épaisses laissées par les feuilles détachées. Les feuilles, beaucoup plus petites que les entre-nœuds, les unes trifoliolées, les autres unifoliolées, ont des folioles soyeuses ; les florales sont ovales ou ovées, les autres, lancéolées étroites, aiguës, sans stipules.

Les fleurs forment des fascicules, elles sont réunies par une à trois, quelquefois plus. Le pédicelle, un peu plus long que le calice, porte trois bractéoles courtes et velues, les latérales appliquées contre le calice, la médiane insérée un peu plus bas. La fleur se compose de : calice soyeux à lèvres à peu près égales ; segments du labre triangulaires ; labiole brièvement trifide à segments liguliformes ; bel étendard soyeux ové ou arrondi, émarginé au sommet ; ailes glabres, onglet court et droit, limbe oblong obtus, avec petite auricule et pleuridie ; carène soyeuse en dehors, onglet court et droit, limbe oblong, obtus, étroit, non rostré, à auricule aiguë et à nectaire ; stigmate oblique en arrière ; légume soyeux, oblong allongé, polysperme.

[Feuilles 4-5 ; calice : tube 2, segments du labre 2,5, segments du labiole 1 ; étendard $8 + 4 \times 8$; ailes $7,5 + 3 + 2,5$; carène $9 + 2 \times 2$; légume $12\text{-}14 \times 4$.]

Le *Genista Lobelii* DC., dont les fleurs diffèrent surtout de celles de l'espèce précédente par le calice dont les segments du labiole sont plus longs, est beaucoup plus petit, il ne dépasse das une trentaine de centimètres. Son port rappelle celui du genre *Erinacea* (1).

D'autres Genêts de cette section ont une carène et des ailes qui deviennent pendantes et découvrent les étamines et le style, comme le *Genista Hænseleri* Boiss., arbrisseau dressé, de $1^{m},50$ ou un peu plus de hauteur, à gros rameaux cylindriques, striés, terminés en pointe épineuse, rapidement dépouillés de leurs feuilles ; les jeunes rameaux, fasciculés, grêles, à sommet épineux, portent des feuilles et quelques-uns sont florifères.

(1) A côté de ces deux types se rangent sans doute, au point de vue anatomique comme au point de vue de la morphologie externe, le *Genista murcica* Coss. et le *Genista hystrix* Lange, mais je n'en ai pas eu d'échantillons et j'ignore leur structure.

Les feuilles petites, sessiles, courtes, unifoliolées, espacées, sans stipules, ont une folioie linéaire, spatulée, soyeuse. Les fleurs axillaires, solitaires ou par deux, ont un pédicelle soyeux plus long que le calice, portant en son milieu et latéralement contre le calice des bractéoles caduques.

La fleur, dont le calice et la carène blanchâtre sont soyeux, comprend : calice campanulé légèrement gonflé, nettement bilabié ; segments supérieurs triangulaires, à sommets aigus convergeant l'un vers l'autre, séparés par un sinus étroit et profond ; labiole plus long que le labre, aigu, découpé à l'extrémité en trois languettes aiguës, la médiane un peu plus longue que les deux latérales ; étendard dressé, large, glabre, sauf sur la nervure médiane, ové, aigu, plus court que la carène ; ailes oblongues obtuses avec petite pleuridie voisine de l'auricule ; carène très soyeuse, longue, à onglet grêle et coudé, limbe à bords soudés arqués, bords libres droits un peu flexueux, à sommet un peu aigu mais non rostré ; style courbé, stigmate en tête un peu développé en arrière, papilleux, rappelant celui des Cytises ; ovaire soyeux ; gousses absentes.

[Feuilles 7 ; calice : tube 2, segments du labre 2, labiole 6 segments du labiole 1 ; É. 19 + 2 × 12 ; A. 9 + 2 × 4 ; C. 10 + 2,5 × 3.]

A côté de cette espèce se place le *Genista bætica* Spach, mais c'est un arbrisseau bas ne dépassant guère $0^{m},30$, à tiges dressées ; les plus âgées, jaunes, s'écorcent en longues lanières correspondant aux côtes, les plus jeunes, vertes, striées, glabres, raides, plus ou moins arquées, se terminant en épines, sont alternes ou, surtout les florifères, fasciculées, denses ; les ramules herbacés portent des feuilles munies de deux petites stipules épineuses très courtes ; elles sont sessiles, unifoliolées, alternes, à foliole soyeuse lancéolée ou linéaire oblongue sur les rameaux stériles, plus large, ovale ou obovée sur les rameaux florifères.

Les fleurs axillaires diffèrent de celles du *Genista Hænseleri*, par le calice, dont le labre est plus court que le tube, et par l'étendard étroit, très soyeux, plus long que la carène. Le légume, oblong, aigu, mucroné, couvert de longs poils tomenteux soyeux, contient trois à cinq graines.

[Feuilles 6 à 7 ; calice : tube 3, segment du labre 2,5,

segments du labiole 1,5; É. 10 + 3 × 8; A. 9 + 3 × 3; C. 9 + 3,5 × 3; gousse 15-20 × 4.]

Distribution géographique. — Le *Genista aspalathoides* Poiret habite la Tunisie; le *Genista Lobelii* DC., très voisin, pousse dans le Portugal, en Espagne, en France dans le Vaucluse, en Corse, Sardaigne et Sicile; les autres espèces de cette section se rencontrent sur les monts espagnols et, en particulier le *Genista bœtica* Spach, sur les hautes régions de la Sierra Névada.

CLASSIFICATION DES ERINACOIDES

I. Ailes et carène non tombantes, couvrant les étamines et l'ovaire; tige à huit côtes carrées avec méristèles complètes, séparées par d'étroits sillons.
  + Arbrisseau de 0m,30 à 1 mètre; feuilles 1 ou 3-foliolées; calice à labiole tridenté..... *G. aspalathoides* Poiret.
  ++ Sous-arbrisseau de 0m,15 à 0m,25; feuilles unifoliolées; calice à labiole trifide..... *G. Lobelii* DC. α. *Salzmanni.*

II. Ailes et carène devenant pendantes, découvrant les étamines et l'ovaire.
  + Treize à quatorze larges côtes à méristèles complètes, peu ou pas séparées de la stèle; arbrisseau de 1m,50; calice à labre plus long que le tube; étendard plus court que la carène..... *G. Hænseleri* Boiss.
  ++ Huit côtes carrées avec méristèles complètes; sillons en fentes étroites; sous-arbrisseau de 0m,30; calice à labre plus court que le tube; étendard soyeux plus long que la carène..... *G. bœtica* Spach.

Chamæspartum Adanson.

La section *Chamæspartum*, instituée par Adanson, est très voisine de la section *Genistoides*. Elle comprend seulement une ou deux espèces, arbrisseaux bas, inermes, à rameaux anguleux et tuberculés, car les feuilles, après leur chute, laissent une trace épaissie formant comme un petit coussinet renflé sur les rameaux. Les feuilles, à petites stipules dentiformes, sont alternes, quelques-unes en fascicules, sessiles, unifoliolées, persistantes comme chez les *Genistoides*. Les fleurs sont latérales sur les jeunes rameaux, elles sont souvent géminées et au milieu de petits fascicules de feuilles. Elles forment dans leur ensemble de longues grappes feuillées et interrompues; elles n'ont pas de

bractéoles sur le pédicelle. Le calice, au contraire de celui des *Genistoides*, est persistant ; mais la corolle, dont les onglets des pétales sont peu adhérents avec le tube staminal, tombe rapidement après la floraison. La carène et les ailes pendantes laissent découverts les organes reproducteurs. Le légume, allongé, linéaire, est polysperme.

Morphologie interne.

Prenons un jeune rameau de *Genista pilosa* L. La coupe transversale de l'entre-nœud présente six à sept côtes larges, à sommet un peu arrondi, séparées par des sillons à orifice étroit mais élargis vers le fond, affectant en coupe la forme d'un Ω.

Sur ces sept côtes, quatre sont un peu plus développées que les autres, elles contiennent dans l'écorce une méristèle complète entourée d'endoderme à grosses cellules riches en amidon, séparée de l'épiderme, au sommet de la côte, par une seule assise de cellules corticales semblables à celles de l'endoderme. La stèle, en outre, est ailée par le péricycle et envoie dans chacune des autres côtes une aile fibreuse profondément enfoncée dans l'écorce de la côte et affectant la même forme et la même composition que les ailes des méristèles. Il y a dans la stèle, en dedans de chaque côte, un faisceau libéroligneux large : ceux qui correspondent aux côtes à méristèle sont coiffés d'un petit arc formé de quelques cellules péricycliques devenues fibreuses. Le bois est bien développé et les faisceaux sont séparés entre eux par des fibres à parois très épaisses et lignifiées. La moelle, assez réduite, est formée comme à l'ordinaire de grandes cellules à parois minces et fortement lignifiées.

Autour de la stèle l'écorce est peu épaisse, légèrement palissadique. Son assise la plus profonde se distingue parce qu'elle est formée de grandes cellules aquifères sans chlorophylle. Cet endoderme contourne les ailes et embrasse leur forme.

L'épiderme possède une cuticule épaissie surtout au sommet des côtes ; il porte des poils et des stomates sur les flancs des côtes et dans les sillons. Au nœud, la feuille s'insère entre deux côtes possédant des méristèles complètes, en face d'une

côte à aile fibreuse : elle reçoit comme faisceau médian le faisceau qui correspond à l'aile fibreuse, détaché au nœud même, et comme méristèles latérales les deux méristèles complètes contenues dans les deux côtes voisines.

Le périderme, tardif, se forme en dedans du péricycle, il exfolie toute l'écorce ainsi que les ailes fibreuses qu'elle contient.

Morphologie du *Genista pilosa* Linné.

C'est un arbrisseau inerme, bas, à rameaux couchés, anguleux, alternes, mutiques, avec les coussinets des feuilles persistants. Les rameaux âgés sont dénudés, sans feuilles, leur écorce est brunâtre et crevassée. Les ramules sont simples, grêles, feuillés, pubescents.

Les feuilles sont alternes ou fasciculées sur les rameaux d'un an, unifoliolées, sessiles, à stipules dentiformes, courtes, velues, foliacées. Elles ont une foliole oblongue spatulée ou lancéolée, aiguë, souvent pliée, à dessus glabre et à face inférieure soyeuse, argentée.

Les fleurs sont latérales sur les rameaux d'un an, axillaires, géminées, prenant naissance au milieu d'un petit fascicule de feuilles. Le pédicelle ne porte pas de bractéoles, il est long comme le calice.

Fleur : calice persistant, hirsute, soyeux ; segments du labre triangulaires aigus, aussi longs que le labiole, étroit, trilobé ; corolle marcescente ; onglets des pétales non adhérents ; étendard hirsute, soyeux, ové, entier ; ailes oblongues-cultriformes, obtuses, glabres, munies de pleuridie ; carène de même forme que les ailes, très obtuse, avec nectaire, fortement hirsute, soyeuse au dehors ; stigmate petit, introrse.

La gousse, oblongue, aiguë, mucronée, est bombée, tomenteuse, soyeuse : elle contient six à sept graines.

[Calice : tube 2, segments du labre 2,5, segments du labiole 1 ; corolle : E. $8,5 + 3 \times 8$; A. $6,5 + 3 \times 2,5$; C. $8 + 3,5 \times 3,2$; gousse : $20\text{-}25 \times 4$.]

Distribution géographique. — Le *Genista pilosa* L. est très commun dans les bois montagneux en France ; il pousse dans tous les terrains secs. On le trouve aussi dans toute l'Europe australe et jusqu'en Allemagne et dans la Russie méridionale.

Spartidium Pomel.

La section *Spartidium* Pomel (1) comprend une seule espèce, le *Genista Saharæ* Coss. et Dur., arbuste élancé, à port de *Retama*, sans épines, rapidement dénudé. Les feuilles alternes, unifoliolées, sans stipules, sont très fugaces, laissant sur la tige après leur chute un coussinet peu épaissi. Les fleurs sont disposées en grappes latérales. Elles ont un calice persistant, campanulé, divisé en cinq longues dents presque égales, et une carène courbée. La gousse oblongue, large, aiguë, un peu allongée, est atténuée à la base, polysperme, comprimée.

Morphologie interne.

La structure du *Genista saharæ* Coss. et Dur. indique une adaptation toute particulière contre la sécheresse. La coupe de

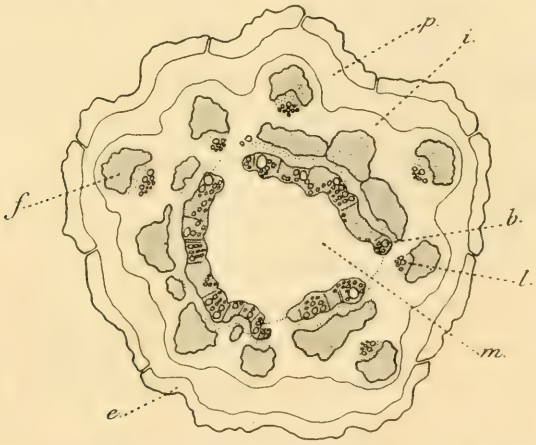


Fig. 21. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista Saharæ* ; *e*, épiderme et exoderme ; *p*, palissades ; *i*, parenchyme irrégulier ; *f*, fibres lignifiées ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

l'entre-nœud est presque circulaire ; on n'y peut pas distinguer des côtes proprement dites, mais les contours sont irréguliers. Les cellules de l'épiderme sont très allongées dans le sens

(1) Pomel (dans ses *Nouveaux matériaux pour la flore atlantique*, p. 173, 1874), se basant sur la forme du légume du *Genista saharæ* qu'il disait stipité à l'état adulte, avait fondé pour lui le genre *Spartidium* qu'il rangeait dans les *Lotées*. Battandier, dans Battandier et Trabut (*Flore d'Algérie*, p. 202, 1889), supprime ce genre qu'il considère comme une section des *Genista*.

radial. Leurs parois sont un peu épaisses et, vers l'extérieur, munies d'une cuticule très forte. Au-dessous se trouve un exoderme régulier formé de cellules rectangulaires aplaties dans le sens radial. Les stomates sont profondément enfoncés au-dessous du niveau de la couche épidermique, au fond d'un puits circulaire. La chambre ne s'ouvre qu'en dessous de la couche exodermique. Il n'y a pas de poils. L'écorce est très épaisse, elle se divise en deux parties bien distinctes : une couche externe formée de deux ou trois assises de cellules palissadiques étroites et hautes, une couche interne formée de grandes cellules irrégulières, à parois cellulosiques un peu épaisses, dépourvues de chlorophylle. La zone palissadique se continue sans interruption sous une épaisseur peu variable tout autour de la tige, tandis que la couche parenchymateuse contient des méristèles complètes qui se sont détachées de la stèle et séjournent dans l'écorce avant de passer à la feuille. Les faisceaux libéroligneux de la stèle, comme ceux des méristèles, sont tous protégés vers l'extérieur par un arc très épais de fibres péricycliques. Certains vaisseaux du bois sont très larges ; les faisceaux sont séparés par des paquets de fibres dont les parois restent peu épaisses. La moelle est formée de grandes cellules isodiamétriques à parois minces ; elle est fortement lignifiée, sauf dans le voisinage immédiat des vaisseaux où elle reste longtemps cellulosique.

La feuille reçoit trois méristèles complètes déjà libres toutes les trois dans l'écorce, mais dont la médiane, séparée de la stèle bien après les deux latérales, n'a guère parcouru plus d'une moitié d'entre-nœud.

Morphologie externe du *Genista Saharæ* Coss. et Dur.

Arbuste élancé, de 1 à 2 mètres, peu feuillé ; son port rappelle celui des Genêts de la section *Retama*. Les rameaux et ramules sont droits, cylindriques, légèrement striés, glabres et simples. Les feuilles, plus courtes que les entre-nœuds, sont alternes, unifoliolées, sessiles, sans stipules et fugaces. Les folioles sont pubescentes soyeuses, oblongues linéaires.

Les fleurs, par trois à neuf, sont espacées le long des rameaux

grêles en grappes très lâches, non feuillées. Le pédicelle porte vers sa moitié deux petites bractéoles linéaires. Fleur : calice d'abord obconique, puis campanulé, terminé par cinq dents subégales, triangulaires, aiguës; corolle jaune, caduque ; étendard pubescent soyeux en dessus, plus long que les ailes, dressé, triangulaire ou ovale, légèrement aigu ; ailes à limbe bien développé, un peu en cœur à la base avec deux belles pleuridies, une de chaque côté de l'onglet, obtuses au sommet, égalant la carène ; carène courbée, à bords soudés très arqués, bords libres droits, obtuse au sommet, glabre ; stigmate terminal.

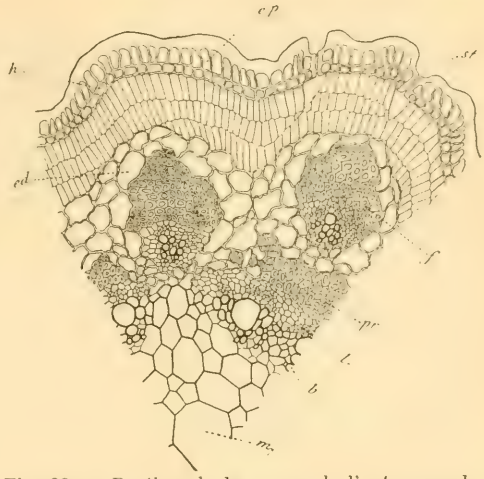


Fig. 22. — Portion de la coupe de l'entre-nœud du *Genista Saharæ* ; *ep*, épiderme ; *st*, stomates ; *h*, exoderme ; *ed*, endoderme ; *f*, fibres ; *pr*, péricycle ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

La gousse oblongue, aiguë aux deux extrémités, grande, aplatie, papyracée, est polysperme.

[Calice : tube 3, dents 2,5 ; corolle : E. $7+3\times8$; A. $6+3\times3$; C. $7+2\times4$.]

Ce Genêt doit être rapproché des *Retamospartum*. Il a en effet même port, mêmes feuilles unifoliolées, très fugaces, même mode d'inflorescence en grappes lâches, mais il s'en distingue très nettement par le calice dont les cinq dents presque égales le mettent à une place spéciale, par la carène courbée, par la gousse linéaire, aiguë aux deux bouts et par la structure de la tige présentant une adaptation particulière à la chaleur que l'on ne trouve dans aucune autre espèce de *Genista*.

Distribution géographique : Le *Genista Saharæ* habite les dunes du sable mobile au sud de la province d'Oran.

SPHÆROCARPÉES

Bœlia Webb et **Retama** Boissier.

Les *Sphærocarpées* Taubert (1) sont des arbrisseaux inermes, très rameux, très élégants, à longs rameaux argentés, luisants, jonciformes, striés, presque nus, grêles, fasciculés, soyeux lorsqu'ils sont jeunes. Ces rameaux portent des feuilles très caduques à petites folioles très étroites, au nombre de trois pour les feuilles inférieures, et d'une seule, au contraire, pour les feuilles supérieures.

Les fleurs sont en petites grappes latérales le long des rameaux; elles possèdent un calice court, campanulé, bilabié. Le labre se termine par deux dents aiguës, séparées par un sinus large et profond. Les pétales, jaunes ou blancs, ont leurs onglets plus ou moins soudés au tube staminal : la carène n'est pas rostrée, l'étendard est redressé. Le style, subulé, ascendant, se termine par un stigmate capité. La gousse, qui caractérise bien cette section, est courte, presque globuleuse, ou ovée, épaisse comme un fruit charnu, mais demeurant coriace. Elle ne contient qu'une ou deux graines cornées, très dures, sans strophiole.

Types de morphologie interne.

Au point de vue anatomique, la section des *Sphærocarpées* est très homogène et présente des caractères très nets. Prenons pour exemple le *Genista monosperma* Lamk., décrit en détails par Van Tieghem dans le Journal de Botanique (2). Effectuons une coupe transversale dans un entre-nœud de jeune rameau, non loin de son sommet. La coupe, dans son ensemble, est circulaire. Elle présente un certain nombre [onze à quatorze] de côtes aplaties au sommet, séparées entre elles par d'étroits sillons.

L'épiderme est muni d'une cuticule très épaisse sur les sommets des côtes, plus mince dans les sillons. Des poils sim-

(1) Taubert, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1889.

(2) Van Tieghem, *Sur la stèle ailée de la tige de quelques Légumineuses* (Journ. de Bot., XIX, p. 185; 1905).

ples, des stomates profondément enfoncés dans l'épiderme, sont localisés dans les sillons.

En dedans des sillons et sur les flancs des côtes, l'écorce est formée de cinq à six assises de cellules gorgées de chlorophylle, et dont les rangs les plus externes sont palissadiques; au sommet des côtes, elle est réduite à une seule assise de cellules sans chlorophylle.

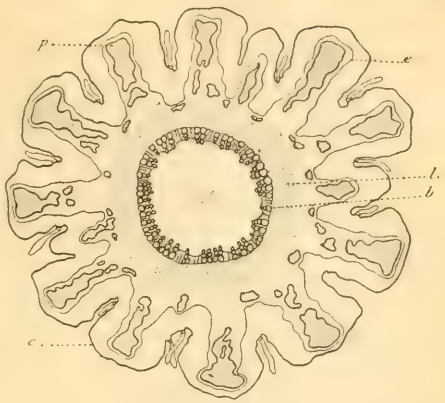


Fig. 23. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista monosperma*; *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois.

L'endoderme est constitué par une assise de grandes cellules, dont les parois restent minces, sans différenciation spéciale, mais qui sont toujours dépourvues de chlorophylle.

Le péricycle envoie dans chaque côte une aile fibreuse qui touche presque à l'épiderme; en dedans de chaque sillon, il s'épaissit bien moins, constituant des arcs fibreux minces.

A chaque côte correspond un faisceau libéroligneux, à chaque sillon aussi. La moelle est bien développée, formée de grandes cellules à parois minces lignifiées.

Plus tard, le périderme se forme dans l'épiderme. Il se développe d'abord en dedans des sillons qu'il comble, rendant ainsi la tige cylindrique.

Au nœud, la stèle envoie à la feuille trois faisceaux libéroligneux correspondant à trois côtes voisines, accompagnés des ailes fibreuses péricycliques superposées. Les deux faisceaux latéraux se détachent un peu au-dessous du médian, mais toujours dans une région très voisine du nœud. La feuille est donc superposée à une côte et reçoit trois méristèles.

Si nous comparons la structure du *Genista monosperma* à celle du *Genista sphærocarpa* Lamk., qui sont les deux espèces les plus dissemblables de la section des *Sphærocarpées*, nous constatons peu de différences essentielles.

La coupe d'un entre-nœud de rameau jeune ne se présente

pas tout à fait de la même façon. La tige est encore côtelée, mais les côtes sont peu nombreuses (huit en général) (1), arrondies au sommet et séparées par des sillons larges, donnant à l'ensemble de la coupe l'aspect d'une étoile à huit branches, La cuticule est d'épaisseur uniforme, et les stomates, ainsi que les poils, ne sont pas localisés dans les sillons. Ces poils sont formés de trois cellules superposées : les deux basales sont ordinaires, mais la cellule terminale est courte et se prolonge de part et d'autre en deux bras latéraux.

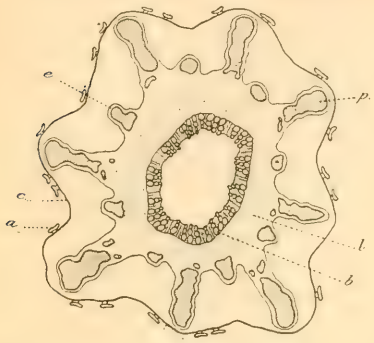


Fig. 24. — *Genista sphærocarpa* (coupe schématique de l'entre-nœud) ; *a*, poils bifurqués ; *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; *b*, bois.

A part ces différences, la structure de l'entre-nœud, ainsi que du reste le mode d'insertion de la feuille, sont en tous points semblables à ceux déjà décrits pour le *Genista monosperma*.

Cette structure se retrouve dans d'autres sections du genre *Genista*, mais elle en diffère pourtant par les caractères suivants :

Les cellules des ailes péricycliques se différencient tardivement en fibres à parois épaisses ; aussi la base de ces ailes est longtemps collenchymateuse ; les fibres forment de place en place de petits paquets séparés et cimentés entre eux par du collenchyme.

La stèle est volumineuse, car la moelle est très abondante.

Les faisceaux du bois restent longtemps séparés, car la couche du bois secondaire tarde à se former entre eux.

Ces caractères sont secondaires et ne justifient pas l'exclusion des espèces *monosperma* et *sphærocarpa* du genre *Genista* pour en faire deux genres séparés : les *Retama* Boissier (2) et les *Bœlia* Webb (3).

(1) Les arcs fibreux qui surmontent les faisceaux libéroligneux situés en dedans des sillons sont quelquefois bien développés et forment de petites ailes de la stèle, sans qu'il y ait de côtes correspondantes à l'extérieur.

(2) Boissier, *Voyage botanique en Espagne*, II, p. 143, 1839, et, avant lui, Rafinesque, *Sylva Telluria*, p. 22, 1838.

(3) Webb, *Otia hispanica*, p. 20, 1839.

Les mêmes conclusions sont données par l'étude de la morphologie externe, car même pour le fruit, qui est très caractéristique, on trouve des passages aux Genêts.

Principaux types de morphologie externe.

Le *Genista monosperma* Lamk. est un arbrisseau, robuste, inerme, élancé. Il peut atteindre près de trois mètres. Il a de longs rameaux grêles, fasciculés, pendants, d'abord soyeux, puis glabres, jonciformes et dénudés. Les feuilles sont petites, sessiles, unifoliolées, linéaires ou spatulées, souvent pliées en gouttière, très fugaces et laissant sur la tige une cicatrice peu épaisse. Les fleurs sont petites, odorantes, blanches, en grappes courtes, nombreuses, latérales le long des rameaux. Leur pédicelle est court et porte au sommet deux bractéoles appliquées latéralement sur le calice. Les fleurs comprennent : calice court, caduc, de couleur pourpre, campanulé, un peu urcéolé, bilabié ; — labre à deux segments aigus, labiole étroit, tridenté ; — pétales blancs, onglets fortement soudés avec le tube staminal ; — étendard à dos soyeux porté par un onglet triangulaire large, limbe dressé, ovale, arrondi au sommet, un peu plus long que la carène ; ailes longues, grandes, soyeuses vers l'extérieur, surtout près de l'extrémité libre, oblongues, obtuses avec petite auricule aiguë voisine de l'onglet, petite poche nectarifère, et région pleuridiale près de la marge supérieure ; — carène soyeuse, soudée seulement antérieurement, petite, oblongue, à sommet un peu aigu mucroné, mais non rostré, avec auricule étroite et avec nectaires ; — stigmate pelté, bien développé, un peu incliné vers l'extérieur.

La gousse est monosperme, arrondie ou ovée, un peu mucronée, rugueuse. Son mésocarpe est pulpeux, charnu. Sa graine est noire, réniforme, très épaisse, à marge interne un peu dilatée. Elle tombe avant la pleine maturité.

Nous verrons plus loin que la plupart des espèces rangées dans le genre *Retama* sont très voisines de cette espèce. — Au contraire, le *Genista sphærocarpa* Lamk. est un peu isolé des précédents. C'est un arbuste glabre, à longs rameaux alternes, striés, jonciformes, sans feuilles, surmontés d'un panache

de tout jeunes rameaux soyeux et feuillés. Les feuilles sont courtes, unifoliolées, presque cylindriques, aiguës, sessiles.

Les fleurs petites, de 3 à 4 millimètres, jaunes, sont réunies en grappes serrées de huit à quinze fleurs. Le pédicelle est très court et porte une bractée et deux bractéoles larges, ovées, très fugaces. Les fleurs comprennent : calice en général persistant, bilabié ; labre fendu à deux segments ovés aigus, labiole à trois dents lancéolées aiguës ; corolle glabre : étendard dressé plus long que la carène ; ailes oblongues ; carène d'abord horizontale, puis pendante ; ovaire gros comme un pois, à quatre à six ovules ; style un peu latéral et stigmate papilleux légèrement introrse.

La gousse est petite, sphérique, réniforme, uniloculaire, à péricarpe corné, lisse, à suture supérieure filiforme, indéhiscente et longue à se détacher.

Les graines, au nombre de une ou deux, sont arrondies, compressées, non strophiolées ; elles bruissent dans la gousse mûre, quand on la secoue, ce qui n'a pas lieu chez le *Genista monosperma* Lamk., car le péricarpe de ses fruits se contracte et maintient la gaine immobile.

Distribution géographique. — Si l'on excepte le *Genista sphærocarpa*. Lamk, que l'on rencontre aux environs de Madrid, et une variété du *Genista monosperma* Lamk., qui habite la Sicile, toute les *Sphærocarpées* habitent le littoral sableux de l'Afrique septentrionale ou bien [*Dyseorotem*] les îles Canaries.

CLASSIFICATION DES SPHÆROCARPÉES (1).

I. *Bœlia* Webb : fleurs jaunes très petites en grappes latérales serrées de huit à quinze fleurs ; gousse sphérique réniforme, péricarpe corné, nervure médiane filiforme, gousse indéhiscente glabre persistante ; tige à huit côtes à coupe en forme d'étoile ; poils bifurqués à deux bras..... *G. sphærocarpa* Lamk.

Grappes courtes, bractées ovées, larges, calice persistant..... Var. α.
Grappes lâches, bractées étroites, calice persistant.. Var. β.
Calice caduc à dents barbues..... Var. γ. *atlantica* Pomel.

II. *Retama* Boissier : fleurs blanches en grappes courtes, gousse sphérique réniforme, indéhiscente, péricarpe cornéo-

(1) Voy. Casali, *Sulla classificazione dei generi* Bœlia *Webb et* Retama *Boissier* (Bull. Soc. bot. ital., p. 149 ; 1900).

charnu; en coupe, tige à côtes nombreuses à sommet aplati, sillons étroits, poils filiformes allongés, simples.

a. Palæorotem Webb, légumes détachés avant la parfaite maturité. — Europe septentrionale, Europe méridionale.

α. Nervure médiane du légume filiforme :

Étendard = ailes > carène ..... *G. Rætam* Forsk.

Étendard = carène > ailes ..... *G. Duriæi* Spach.

β. Nervure médiane du légume dilatée :

Ailes > étendard > carène.

+ Graines noires.

○ Ailes un peu plus longues que l'étendard ..... *G. monosperma* Lamk. Var. α.

○○ Ailes dépassant beaucoup l'étendard ..... Var. β. *Gussonei* Webb.

++ Graines jaunes ou fauves.

○ Grappes glabrescentes d'une 10e de fl. Var. γ. *Bovei* W.

○○ Grappes hirsutes d'une 20e de fl... Var. δ. *Webbei* Spach.

b. Dyseorotem Webb. Gousse jaune persistant toute l'année.

α. Nervure médiane déprimée, concave; rameaux glabres et pendants ..... *G. microcarpa* W.

β. Nervure médiane convexe, grêle; rameaux dressés infléchis au sommet ..... *G. rhodorhizoides* (Webb) Kuntz.

III. *Retamopsis* Casali : fleurs petites, jaunâtres, solitaires ou géminées par six à douze en grappes soyeuses; gousse subglobuleuse, compressée, indéhiscente, coriace, devenant laineuse; structure ? ..... *G. dasycarpa* Ball.

Echinospartum Spach.

La section des *Echinospartum* Spach comprend des arbrisseaux bas, dressés, très rameux; les rameaux et ramules opposés, ou les uns opposés et les autres alternes, sont cylindriques, striés, rigides, armés d'épines axillaires simples, droites, aristées, persistantes. Les rameaux nouveaux sont courts et simples, la plupart florifères, sinon, il se terminent en épine; les rameaux plus âgés, dénudés, portent à chaque nœud un petit renflement, marqué de trois côtes : c'est la cicatrice foliaire épaissie; les feuilles, sessiles, par exception très brièvement pétiolées dans le *Genista horrida*, sont opposées ou alternes, trifoliolées; elles possèdent des stipules en forme de petites dents ou d'aiguillons; leurs folioles coriaces sont peu fugaces.

Les fleurs peuvent être solitaires ou géminées, formant le plus souvent des grappes terminales, quelquefois disposées en capitules à l'extrémité des ramules nouveaux. Dans ce dernier cas, seules les fleurs du pourtour du capitule naissent à l'aisselle d'une bractée, celles du centre en sont dépourvues. Ces fleurs ont un pédicelle très court muni dans sa moitié supérieure de deux petites bractéoles tantôt fugaces, tantôt persistantes. Le calice, coloré, est d'une grandeur remarquable dans les espèces de cette section. La carène, droite, est plus courte que l'étendard.

Le légume, bref, ovale, acuminé, est oligosperme.

Principaux types de structure.

La structure des diffférentes espèces d'*Echinospartum* est peu variée : en coupe transversale dans le milieu de l'entre-nœud le *Genista Boissieri* Spach, par exemple, montre une tige munie de huit côtes très larges, aplaties au sommet, resserrées les unes contre les autres et ne laissant entre elles que des sillons profonds mais très étroits.

L'épiderme, simple, est revêtu d'une cuticule mince dans les sillons, mais excessivement épaisse sur le sommet des côtes, où la lumière des cellules est petite, surbaissée, quatre à cinq fois moins haute que la cuticule n'est épaisse. Poils et stomates sont localisés dans les sillons ou sur les flancs des côtes. Les poils sont petits, bifurqués, à deux bras.

L'écorce, parenchymateuse, contient beaucoup de chlorophylle ; réduite à deux assises aplaties sur le sommet des côtes, elle est assez épaisse en dedans des sillons. Son endoderme est formé d'éléments à parois minces, sans ornementation, mais pourtant bien distincts des autres cellules corticales par leurs dimensions plus grandes, leur orientation différente et l'absence de chlorophylle.

La stèle, peu volumineuse, envoie dans chaque côte un amas de fibres péricycliques formant une sorte d'aile qui repousse l'écorce le plus loin qu'elle peut, s'étale au sommet, tandis qu'elle est resserrée et étroite à la base. Le péricycle présente en outre en dedans de chaque sillon un arc mince de fibres

semblables à celles des ailes. Le système libéroligneux se compose de huit gros faisceaux correspondant aux huit côtes et d'autant de faisceaux semblables, mais plus petits, correspondant aux sillons. Ces divers faisceaux sont réunis entre eux par des paquets de fibres à parois très épaisses et très lignifiées, formant un manchon très résistant autour de la moelle. Celle-ci est exiguë, mais formée de gros éléments à fortes parois lignifiées; elle contribue à donner sa rigidité à la tige.

La feuille est formée à sa naissance par trois côtes : elle reçoit de la tige trois méristèles foliaires qui se détachent de la stèle au nœud même, les deux latérales un peu avant la médiane, et qui comprennent chacune un faisceau libéroligneux surmonté d'une aile fibreuse.

Cette même structure se retrouve exactement dans le *Genista lusitanica* L. ou dans le *Genista acanthoclada* DC., et cette dernière espèce, dont les variations morphologiques externes sont nombreuses, ne diffère au point de vue de la structure de la tige que par le nombre des côtes oscillant autour d'une dizaine [ce nombre atteint exceptionnellement quatorze dans la variété *alpina*].

Le *Genista sphacelata* Decaisne ressemble aux espèces précédentes; pourtant il possède seize à dix-huit côtes et sa stèle est très volumineuse : la moelle en est très développée. De grands faisceaux libéroligneux correspondent aux côtes, de plus petits sont situés en dedans des sillons, réunis entre eux très régulièrement par des arcs de fibres à parois épaissies très lignifiées.

Le *Genista acanthoclada* DC., tout en ayant la même structure, présente un aspect différent, car la stèle y est au contraire assez réduite et les côtes moins nombreuses.

Le *Genista horrida* DC. est d'un autre type : La tige présente six côtes larges, aplaties au sommet, séparées par d'étroits sillons; quatre d'entre elles sont un peu plus développées que les voisines et contiennent dans leur écorce des méristèles complètes avec leurs faisceaux libéroligneux protégés vers l'extérieur par une grosse aile de fibres péricycliques, le tout entouré d'un endoderme à gros éléments qui devient l'unique assise de l'écorce, sous l'épiderme, au sommet des côtes;

les deux autres côtes contiennent une grande aile fibreuse attenant au péricycle par la base, comme dans les côtes des diverses espèces étudiées précédemment. En outre, dans le *Genista horrida* DC., le bois, peu développé, a des faisceaux vasculaires reliés par des paquets de grosses fibres et une moelle très fortement lignifiée dont le diamètre est très réduit.

Les feuilles qui, dans cette espèce, sont opposées, naissent, comme dans les premiers exemples étudiés, en face d'une côte à aile exclusivement fibreuse ; elles reçoivent chacune un faisceau vasculaire qui se détache au nœud et de plus les deux méristèles complètes déjà libres dans l'écorce des deux côtes voisines.

Le type à méristèles complètes se retrouve encore dans le *Genista Barnadesii* Graells, dont les côtes, à tête un peu arrondie, très velues, sont au nombre de huit.

Dans cette section le périderme se constitue dans le péricycle. L'écorce tout entière est exfoliée.

Principaux types de morphologie externe.

Parmi les *Echinospartum* nous pouvons d'abord distinguer un groupe d'espèces dont les rameaux sont presque tous alternes et dont les feuilles tombent rapidement ; les fleurs, à calice court et velu, sont disposées en grappes lâches sur les rameaux-épines latéraux.

C'est d'abord le *Genista acanthoclada* DC., arbrisseau d'environ 1 mètre. La tige et les grosses branches sont dures, rigides, striées, glabres ; les jeunes rameaux sont cylindriques, striés, épineux au sommet, opposés, couverts d'une pubescence appliquée, visible le plus souvent seulement à la loupe, et presque complètement dégarnis de feuilles. Celles-ci sont sessiles, très espacées ; elles ont trois folioles linéaires, un peu pliées dans le sens de la longueur, beaucoup plus courtes que les entre-nœuds et couvertes de poils soyeux et appliqués.

Les fleurs, sessiles, espacées, souvent opposées, à l'aisselle d'une bractée trifoliolée, naissent le long de rameaux épineux. Le calice et la corolle, sauf les ailes, sont couverts sur la face externe de poils raides. Deux bractéoles latérales, velues, aiguës,

courtes, en forme d'écailles, sont appliquées contre le calice.

Fleur : calice campanulé, court, velu, bilabié ; segments du labre triangulaires, aigus, larges à la base, moins longs que le tube du calice ; labiole tridenté, moitié moins large que le labre ; étendard à onglet long, ovale ou circulaire, souvent plus large que long, à sommet arrondi, gèrement excisé, un peu plus court que la carène ; ailes oblongues, larges, obtuses, avec petite pleuridie voisine d'une auricule un peu aiguë ; carène très arquée, arrondie, obtuse au sommet, munie de petites auricules fortement velues ; onglets longs et grêles, style fortement arqué se terminant par un stigmate droit ou presque. Le légume ovale ou ové, soyeux, tomenteux, non aplati, est pourvu d'un bec aigu, un peu recourbé. Le calice est persistant, la corolle marcescente.

[Feuille 8 ; calice, tube 2, segments 1,5 ; E : 3 + 8 × 10 ; A : 3,5 + 6,5 × 2,5 ; carène 3,5 + 8 × 2,5 ; légume 5—6 + 1 à 2 × 4.]

Cette espèce, comme Boissier (1) le fait remarquer, est très variable par les proportions relatives des dents et du tube du calice ainsi que celle de l'étendard et de la carène ; aussi a-t-on décrit un grand nombre d'espèces : les *Genista peloponesiaca* Spach, *Genista Bruguieri* Spach, *Genista alpini* Spach, par exemple, que l'on doit considérer comme synonymes.

A côté du *Genista acanthoclada* DC., se place le *Genista sphacelata* Decaisne, arbrisseau bas, rappelant par le port le *Genista scorpioides*. Il a des épines plus fortes que dans l'espèce précédente, toutes alternes. Les feuilles, unifoliolées, linéaires, munies de deux stipules dentiformes courtes, tombent rapidement et laissent sur la tige une petite écaille sèche et noire qui a valu à la plante son nom spécifique (2). Les fleurs, par trois à sept sur les épines latérales, forment des grappes lâches ; elles ont le calice plus court que celui du *G. acanthoclada* DC. La gousse à maturité est glabre.

D'autres espèces ont leurs rameaux le plus souvent opposés, restant feuillés pendant assez longtemps comme le *Genista Boissieri* Spach, arbuste à épines droites, raides, subulées, plus

(1) Boissier, *Flora orientalis*, p. 33, 1867.
(2) σφακελος, gangrène sèche.

longues que les entre-nœuds, légèrement pubescentes. Les feuilles, trifoliolées, sont sessiles; leurs folioles, lancéolées, oblongues ou linéaires, mucronées, moins longues que l'épine qui naît à leur aisselle, sont soyeuses, argentées; leurs stipules sont de minuscules petites dents. Les fleurs, très soyeuses, grandes, subsessiles, solitaires ou géminées au sommet des rameaux, ont un calice très grand, caractéristique, pourvu de bractéoles ovées ou presque rondes, acuminées, très aiguës, grandes et hirsutes extérieurement.

Fleur : calice hirsute, profondément bilabié; segments du labre larges et longs, ovés, se rétrécissant dans la partie supérieure pour devenir acuminés très aigus; ces segments sont légèrement imbriqués et ont leurs bords crénelés ondulés; labiole cunéiforme, trifide : les deux segments latéraux sont triangulaires, le médian est linéaire très aigu et dépasse peu ses voisins ; corolle jaune ; étendard circulaire, large, émarginé, dépassant un peu le calice et la carène; ailes oblongues, obtuses, glabres, avec petite pleuridie ; carène soyeuse, laineuse en dehors, droite, obtuse, non rostrée. Stigmate oblique en avant : le légume tomenteux, soyeux, ové, oblique, dépasse peu le calice persistant.

Le *Genista lusitanica* L. est très voisin du précédent, mais ses fleurs sont disposées en capitules, par trois à sept au sommet des rameaux, et les segments de son calice ne sont pas crénelés sur les bords. Le *Genista horrida* DC. n'a qu'une à deux fleurs au sommet des rameaux; c'est un sous-arbrisseau de $0^m,15$ à $0^m,30$, rappelant le port de l'*Erinacea*; ses feuilles, courtement pétiolées, ont deux stipules subulées épineuses, concrescentes par la base avec le pétiole.

Le *Genista Barnadesii* Graells est plus élevé, la tige dressée atteint $1^m,50$ à 2 mètres; le tronc, presque décortiqué, dont l'écorce est lacérée, porte des rameaux ascendants nombreux, d'un vert cendré, velus, soyeux, munis d'épines longues, simples. Les fleurs sont en capitules terminaux de trois à quatre fleurs courtement pédicellées.

C'est une espèce élégante à épines peu aiguës, rappelant par son port des Genêts inermes comme le *Genista radiata*.

Distribution géographique. — Les *Echinospartum* sont abon-

dants en Espagne : l'on y trouve les *Genista Boissieri* Spach, *Bernadesii* Graells, et, surtout dans le nord, le *Genista horrida* DC. ; le *Genista lusitanica* L. habite le Portugal ; mais on rencontre aussi des espèces de cette section à l'est du bassin méditerranéen, comme le *Genista acanthoclada* DC.

CLASSIFICATION DES ECHINOSPARTUM

I. Rameaux le plus souvent alternes ; feuilles subfugaces ; fleurs en grappes lâches sur les épines latérales ; calice court et velu ; pas de faisceaux libéroligneux dans l'écorce.
   1. Arbrisseau touffu à épines simples rapprochées et quelquefois presque opposées ; fleurs subopposées en grappes ; calice et gousse soyeux ; feuille trifoliolée ; tige munie de dix à douze larges côtes..... *G. acanthoclada* DC.
   2. Longues épines éloignées alternes ; entre-nœuds longs ; rameaux dénudés à feuilles desséchées laissant de petites écailles noirâtres ; fleurs alternes en grappes lâches ; calice très court glabrescent ; feuille unifoliolée ; tige pourvue de seize à dix-huit larges côtes..... *G. sphacelata* Decaisne.

II. Rameaux le plus souvent opposés ; feuilles subpersistantes ; fleurs terminales isolées ou en capitules ; calice velu soyeux, coloré, très grand (le plus grand que l'on rencontre dans tout le genre *Genista*) ; tige munie de six à huit côtes larges.
   α. Pas de faisceaux libéroligneux dans l'écorce.
      1. Fleurs par trois à sept à l'extrémité des rameaux, en capitules ou cymes très courtes..... *G. lusitanica* L.
      2. Fleurs solitaires ou géminées à l'extrémité des rameaux, le plus souvent solitaires ; poils bifurqués à deux bras..... *G. Boissieri* Sp.
   β. Des méristèles complètes dans l'écorce.
      1. Arbrisseau bas, touffu, à entre-nœuds courts et épines simples dures ; une ou deux fleurs au sommet des rameaux..... *G. horrida* DC.
      2. Arbrisseau de 1m,50 à 2 mètres, élancé, à entre-nœuds allongés, épines peu aiguës ; trois à quatre fleurs en capitule au sommet des rameaux..... *G. Barnadesii* Graells.

Asterospartum Spach.

Les *Asterospartum* Spach sont des arbrisseaux brachycarpés très rameux, inermes, à port d'*Ephedra*, dont les rameaux raides cotelés, mutiques, sont opposés, rarement verticillés par trois.

Les feuilles, le plus souvent trifoliolées (quelquefois, dans le *Genista ephedroides*, DC. par exemple, les inférieures sont tri-

foliolées, les supérieurs unifoliolées), sont ou opposées ou les unes opposées, les autres alternes, sessiles. Elles persistent assez longtemps, puis, après leur chute, laissent sur les rameaux une cicatrice souvent épaissie, marquée de trois côtes. Elles n'ont pas de stipules ou n'en ont que des vestiges. Les fleurs, en petits capitules ou en grappes lâches, terminent de jeunes rameaux; le pédicelle naît à l'aisselle tantôt d'une feuille bi ou trifoliolée, tantôt d'une bractée membraneuse; il porte à son sommet deux bractéoles non caduques.

Le légume est court, acuminé, soyeux ou laineux, et contient une ou deux graines.

Principaux types de morphologie interne.

Cette section comprend des types assez dissemblables au point de vue de la structure, puisque certains possèdent dans l'écorce de leurs côtes des méristèles complètes, tandis que d'autres en sont dépourvus.

Dans cette première catégorie nous prendrons le *Genista Aucheri* Spach pour exemple. Cette espèce, en coupe transversale au milieu de l'entre-nœud, présente huit côtes grandes, larges et arrondies au sommet, resserrées à la base et laissant entre elles des sillons dont la coupe a la forme d'un Ω. Ces sillons sont bourrés de poils simples et allongés dont les extrémités dépassent la fente et apparaissent au dehors. La cuticule forme une couche très épaisse au sommet des côtes, où l'épiderme est toujours dépourvu de stomates. L'écorce se compose de quatre à cinq assises en dedans des sillons, d'une seule au sommet des côtes. La stèle, d'un diamètre considérable par rapport à la tige entière, est un peu aplatie; elle envoie dans

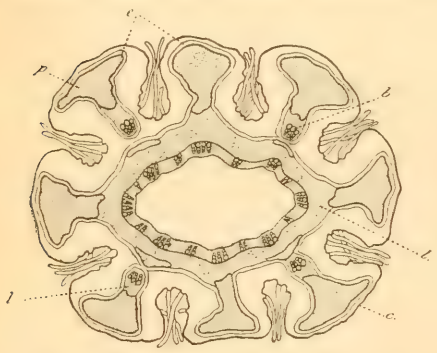


Fig. 25. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista Aucheri*; *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois.

quatre côtes des ailes péricycliques fibreuses élargies en forme de T au sommet; dans d'autres côtes semblables, alternant régulièrement avec les précédentes, elle détache des méristèles complètes entourées d'un endoderme distinct à gros éléments chargés d'amidon. Au-dessous de chacune des méristèles, le péricycle se transforme en un arc étroit de fibres semblables à celles des ailes. La moelle est formée de grandes cellules à parois minces fortement lignifiées. Elle occupe la plus grande partie de la stèle. Le bois, à vaisseaux largement ouverts, forme une couche mince.

Au nœud la feuille prend naissance de trois côtes : elle se forme en face d'une côte à aile exclusivement fibreuse et reçoit le faisceau libéroligneux, correspondant à cette côte, et les deux méristèles complètes déjà séparées de la stèle qui se trouvaient dans l'écorce des deux côtes voisines. Il y a donc trois méristèles foliaires.

La structure du *Genista sessilifolia* DC. est identique à celle du *Genista Aucheri* Boiss.; elle se retrouve encore dans le *Genista Jauberti* Spach; mais celui-ci possède dix côtes, dont cinq à méristèles complètes, larges même à la base, séparées par des sillons étroits jusqu'au fond.

La coupe du *Genista trifoliolata* Janka est très voisine des précédentes, mais les côtes à méristèles complètes sont un peu plus développées que les côtes à ailes exclusivement fibreuses ; aussi, comme il y en a huit en général (quelquefois il y en a neuf), l'ensemble de la coupe est légèrement rectangulaire. L'écorce n'y a que trois à quatre assises de cellules. Les poils sont nombreux ; on en trouve même sur le sommet des côtes, ils sont alors aplatis, tandis que ceux des sillons sont allongés. La stèle est volumineuse et la couche libéroligneuse est très épaissie. Les faisceaux du bois sont séparés par des arcs de fibres à parois très développées.

Remarquons en passant que cette espèce est intermédiaire entre les types à faisceaux libéroligneux dans l'écorce et ceux qui en sont dépourvus, car dans une ou deux côtes la séparation de la méristèle s'effectue vers le milieu de l'entre-nœud : comme notre coupe transversale est faite à ce niveau, on assiste

à la division qui n'est pas toujours complète et quelquefois même à peine indiquée.

Le *Genista Nyssana* Petrovic. possède une stèle bien plus volumineuse encore que les autres *Asterospartum*. L'écorce est réduite à deux ou trois assises aplaties et les côtes sont séparées par des sillons aussi larges qu'elles.

En passant aux *Genista radiata* Scopoli, *Genista holopetala* Reichenbach et *Genista cappadocica* Spach, qui ont huit et six côtes, nous abordons la série des Genêts sans méristèles dans l'écorce : les trois faisceaux foliaires ne se séparent de la stèle que dans la région du nœud ; c'est la seule différence essentielle qui les distingue de ceux du *Genista Aucheri*; les côtes sont, comme dans ce dernier, étranglées à la base, séparées par des sillons à coupe transversale en Ω.

Avec douze et quatorze côtes, les *Genista ephedroides* DC. et *Genista numidica* Spach font encore partie des Genêts dépourvus de méristèles dans l'écorce. Seulement, dans le *G. numidica* Spach, la stèle est très volumineuse, la moelle très développée, et les côtes sont séparées par des sillons élargis en Ω. La stèle du *Genista ephedroides* DC. est moins développée, le bois est très mince, les sillons étroits jusqu'au fond en Λ.

Tous ces types d'*Asterospartum*, séparés entre eux par des différences dans la forme générale et dans la structure de l'entre-nœud, n'ont qu'un seul mode d'insertion de la feuille parfaitement homogène. Trois côtes complètes forment cette feuille. De la stèle se détachent d'abord les deux faisceaux libéroligneux des deux côtes latérales [tantôt dans la région du nœud même : série des Genêts sans méristèles dans l'écorce ; tantôt plus bas dans la tige, et alors des méristèles complètes parcourent dans l'écorce un ou plusieurs entre-nœuds] ; puis, le faisceau libéroligneux et l'aile de fibres péricycliques de la côte médiane se séparent au nœud et passent à la feuille en même temps que les deux méristèles latérales. Les côtes se réparent vite et, peu au-dessus du nœud, la tige reprend sa structure complète.

Dans les *Asterospartum*, le périderme se constitue toujours dans le péricycle, en dedans des épaississements fibreux, et finit par exfolier l'écorce tout entière.

Principaux types de morphologie externe.

Comparons maintenant ces divers types au point de vue de la morphologie externe.

Prenons d'abord le *Genista radiata* Scop., qui a une place un peu à part, se distinguant des autres types de cette section par ses capitules de trois à sept fleurs naissant à l'aisselle de bractées membraneuses. C'est un arbrisseau très rameux, inerme, dont les rameaux opposés ou ternoverticillés sont raides, tronqués au sommet, striés, soyeux. Les feuilles, plus courtes que les entre-nœuds, opposées, trifoliolées à part quelques rares feuilles simples, sont sessiles, munies de stipules en forme de petites dents; les folioles sont argentées, étroites, lancéolées aiguës.

Les capitules terminaux sont quelquefois accompagnés de quelques fleurs axillaires qui prennent naissance des entre-nœuds voisins du sommet des rameaux.

Ces fleurs se composent de : calice soyeux à segments du labre triangulaires, aigus, acuminés, un peu plus courts que le tube; labiole aigu à extrémité courtement tridentée; pétales soyeux tomenteux à onglets légèrement adhérents au tube staminal; étendard en cœur à la base, émarginé au sommet, dépassant légèrement la carène; ailes un peu plus courtes que la carène, ovales, obtuses, munies d'une auricule émoussée et d'une large pleuridie; carène contenant les organes sexuels, plus large mais de même forme que les ailes; stigmate tantôt capité, tantôt plus ou moins oblique.

La gousse soyeuse, laineuse, ovale, acuminée obliquement, est courte et oligosperme [$10 + 4 \times 8$].

Le *Genista holopetala* Fleischm. n'est qu'une variété naine du *Genista radiata* Scop.

A part le type que nous venons d'étudier, les *Asterospartum* ont leurs fleurs disposées en grappes terminales plus ou moins lâches, comme le *Genista ephedroides* DC., dont les fleurs odorantes et axillaires naissent le long des branches supérieures, portées par de très courts pédicelles, solitaires, toutes alternes, formant une grappe allongée et interrompue.

Ce sous-arbrisseau droit a de grosses branches nombreuses, cylindriques, glabres, et de jeunes rameaux très légèrement pubescents, raides, presque épineux au sommet. Les feuilles sont peu nombreuses, petites, sessiles : les inférieures ont trois folioles linéaires soyeuses, les supérieures n'en ont souvent qu'une.

Les bractées des fleurs sont très courtes ; le calice pubescent est légèrement gonflé à la base ; son labre est profondément fendu, il est plus court que le labiole trifide.

L'étendard est plus court que la carène, qui est oblongue, allongée, très obtuse, pubescente. Le stigmate papilleux est droit ; la gousse ovée, tomenteuse, soyeuse, oligosperme, possède un long rostre aigu falciforme.

[Calice : tube 1 à 1,5, labre 1,5, labiole 2 ; corolle : E. $8 + 1,5 \times 8$; A. $7 + 1,5 \times 3,5$; C. $9 + 2 \times 3$.]

Le *Genista numidica* Spach diffère du précédent surtout par sa structure anatomique et par la disposition de ses fleurs formant des grappes très denses et possédant un calice dont le labiole n'est que tridenté et non pas trifide.

Le *Genista cappadocica* Spach et le *Genista Aucheri* Boiss. ne se distinguent au point de vue morphologique que par de petites différences : les feuilles chez le *G. Aucheri* sont un peu plus longues, les fleurs un peu plus petites, le calice a les dents du labre largement séparées et l'étendard plus arrondi.

Mais les structures très dissemblables ne permettent pas de confondre ces deux espèces, tandis que les *Genista Jauberti* Spach et *sessilifolia* DC. sont très voisins, même par la morphologie interne.

Le *Genista nyssana* Petrovic. est reconnaissable par ses tiges dressées et grêles, ses jeunes rameaux simples, striés, à longs poils laineux, soyeux ; les feuilles, assez souvent alternes, sessiles, rapprochées, ont trois folioles tomenteuses sur les deux faces, oblongues, acuminées, plus longues que les entre-nœuds ($23 - 25 \times 3 - 4$).

Les fleurs sont disposées en grappes terminales très lâches. Leur étendard ovale, un peu aigu au sommet, est moins long que la carène [$8 + 3 \times 7$ au lieu de $10 + 3 \times 3$].

Distribution géographique. — Les espèces de cette section

sont, pour la plupart, particulières à l'Asie Mineure, surtout à la Cappadoce (*Genista Aucheri* Boiss., *Jauberti* Spach, *cappadocica* Spach, *sessilifolia* DC.); le *Genista numidica* Spach habite l'Algérie; dans le nord du bassin méditerranéen on rencontre le *Genista radiata* Scop., qui y est répandu, et en Serbie le *Genista nyssana* Petrovic.

CLASSIFICATION DES ASTEROSPARTUM

1. Tige à stèle ailée, sans méristèle dans l'écorce.
   - α. Fleurs à l'aisselle d'une bractée membraneuse en capitules terminaux; tige à six côtes larges resserrées à la base; épiderme supérieur des feuilles papilleux à stomates très enfoncés..... *G. radiata* Scop.
   - β. Fleurs à l'aisselle d'une feuille uni ou trifoliolée, en grappes.
     - + Grappes lâches terminales; labiole du calice long, trifide.
       - ○ Bractées courtes; étendard plus court que la carène, feuilles linéaires; tige à douze côtes serrées séparées par des sillons étroits..... *G. ephedroides* DC.
       - ○○ Bractées longues filiformes; étendard plus long que la carène; feuilles oblongues lancéolées; tige à huit côtes larges séparées par des sillons élargis au fond, à coupe transversale en Ω..... *G. cappadocica* Sp.
     - ++ Grappes denses; labiole du calice courtement tridenté.
       - Tige à stèle très volumineuse, à grosse moelle, à douze côtes larges séparées par de très larges sillons..... *G. numidica* Sp.
2. Tige côtelée, avec stèle ailée et des méristèles complètes dans l'écorce; fleurs toutes en grappes lâches terminales, à l'aisselle d'une feuille uni ou trifoliolée.
   - α. Feuillage maigre, feuilles plus courtes que les entrenœuds.
     - + Arbrisseau nain; feuilles subsessiles; folioles spatulées oblongues atténuées à la base; labre du calice plus court de moitié que le tube, labiole trifide; étendard plus long que la carène; huit côtes larges étroites à la base, sillons étroits à coupe en Ω..... *G. Aucheri* Boiss.
     - ++ Arbrisseau de $0^m,15$ à $0^m,30$; feuilles sessiles; folioles linéaires ou linéaires-lancéolées; labre du calice un peu plus court que le tube, labiole tridenté; étendard plus court que la carène; dix côtes larges, séparées par des sillons très étroits même au fond..... *G. Jauberti* Sp.
     - +++ Arbrisseau à feuilles subsessiles, folioles linéaires sétacées, repliées; labre du calice plus

court que le tube, labiole tridenté; étendard plus court que la carène; structure du *G. Aucheri*..... *G. sessilifolia* DC.

β. Feuillage plus dense, feuilles grandes, larges, plus longues que les entre-nœuds; tige grosse à stèle très volumineuse, sillons aussi larges que les côtes au nombre de dix; épiderme supérieur des feuilles papilleux..... *G. nyssana* Petr.

Retamospartum Spach.

Les arbrisseaux qui composent la section des *Retamospartum* Spach sont hauts, rapidement dénudés, sans épines; leur port rappelle les Genêts de la section *Retama*.

Ils se distinguent des *Asterospartum*, dont ils sont voisins, par leur taille élevée et leurs feuilles très fugaces unifoliolées, sessiles, alternes, non stipulées. Le coussinet foliaire est un peu épaissi, marqué de trois côtes. Les fleurs en grappes latérales sont disposées en panicules. Leur pédicelle naît à la base d'une bractée très fugace et porte à son sommet deux bractéoles fugaces. Le calice persiste, ainsi que les restes flétris de la corolle entourant un fruit court, ovoïde, obliquement rostré, qui contient une ou deux graines.

Morphologie interne.

Les espèces qui composent cette section sont toutes semblables au point de vue de leur structure. En coupe transversale dans l'entre-nœud, un rameau de *Genista æthnensis* DC. possède onze côtes à contours réguliers. Elles sont larges, avec leur sommet aplati, séparées par des sillons étroits, resserrés, formant des fentes profondes.

L'épiderme possède une cuticule très épaisse sur le sommet des côtes, deux à trois fois plus haute que la cavité des cellules épidermiques, bien plus mince dans les sillons où sont localisés les stomates et de longs poils raides, abondants.

L'écorce se compose d'une à deux assises de cellules incolores, au sommet des côtes; en dedans des sillons elle est, au contraire, assez épaisse, comprend cinq à six assises riches en chlorophylle, les plus internes parenchymateuses irrégulières, les externes formant des palissades.

Les cellules de l'endoderme à parois minces, sans cadre subérisé, se reconnaissent à leurs dimensions beaucoup plus grandes et leur contenu très amylacé, mais dépourvu de chlorophylle.

La stèle est ailée par le péricycle. Il y a un arc péricyclique mince de fibres lignifiées en dedans des sillons et une aile fibreuse large au sommet, resserrée à la base dans chaque côte. L'aile pénètre très avant dans l'écorce et touche presque l'épiderme. Onze gros faisceaux libéroligneux correspondent aux côtes, onze plus petits sont situés en dessous des sillons.

Les cellules de la moelle sont volumineuses, grandes, polygonales; leurs parois minces sont fortement lignifiées.

La naissance de la feuille intéresse trois côtes voisines qui fournissent trois méristèles foliaires détachées au nœud même.

Le périderme se fait ici immédiatement au-dessous de l'épiderme; il fonctionne d'abord surtout en dedans des sillons, les comble et arrondit la tige.

Cette description peut s'appliquer exactement aux autres espèces de la section comme le *Genista spartioides* Spach, le *Genista retamoides* Spach; la structure anatomique ne peut pas ici venir au secours de la morphologie externe pour la distinction des espèces de cette section, qui pourtant sont très voisines.

Principaux types de morphologie externe.

Le *Genista æthnensis* DC. est un arbrisseau élevé, dressé, très rameux, inerme : les rameaux, alternes ou fasciculés, sont striés et anguleux, feuillés dans le jeune âge, mais se dénudant rapidement et portant des coussinets noduleux formés par les traces foliaires. Ces feuilles sont sessiles, unifoliolées, alternes, sauf les supérieures qui sont quelquefois opposées. La foliole est soyeuse linéaire. Sur des ramules nouveaux les fleurs odorantes sont disposées en grappes lâches terminales : elles sont portées par un pédicelle court naissant à l'aisselle d'une bractée subscarieuse et portant au sommet deux bractéoles. Bractées et bractéoles sont très caduques et tombent avant même l'épanouissement des fleurs. Celles-ci comprennent : calice sca-

rieux, urcéolé à la base, légèrement pubescent, terminé par trois lobes subégaux, les deux supérieurs, obtus, représentant le labre, séparés par un sinus large et profond, l'inférieur ou labiole tridenté, crénelé à son extrémité; étendard redressé, jaune, à bords repliés sur la carène, ové ou tronqué, un peu émarginé, glabre; grandes ailes glabres très obtuses; carène un peu plus longue que l'étendard, subfalciforme, à petit rostre un peu obtus soyeux extérieurement avec auricule et nectaire; stigmate un peu globuleux, papilleux, en tête droite.

La gousse est courte, aplatie, coriace, légèrement acuminée, contenant une ou deux graines. Elle est soyeuse quand elle est jeune, glabre ensuite.

[Calice : tube 2,5, lobes 0,5; corolle : E. 8,5 + 2 × 7,5; A. 7 + 2,5 × 7,5; C. 8 + 3 × 2,5; légume : 10 à 12 × 4.]

Le *Genista spartioides* Spach diffère surtout du précédent par les lobes du labre plus longs, triangulaires aigus, par le labiole trifide et par la carène plus obtuse. La gousse est globuleuse, noire en se desséchant, monosperme; son rostre est long et falciforme.

[Calice : tube 2, lobes 1,5, segments du labiole 1,8; corolle : E. 7 + 2 × 8; A. 7 + 3 × 4; C. 8 + 2,5 × 3; gousse : 5 + 3 × 4.]

Au lieu de rester bas comme le *Genista spartioides*, qui ne dépasse guère $0^{m},50$, le *Genista retamoides* Spach est plus élancé, ses fleurs forment des grappes plus denses, disposées en panicules. Les dents du calice sont plus longues et aiguës, la graine plus grosse, mais les différences sont assez faibles et l'on pourrait presque confondre ces deux espèces en une seule, d'autant mieux que leur structure anatomique est, comme nous l'avons vu, identique.

Distribution géographique. — On rencontre le *Genista retamoides* dans les régions montagneuses de la province de Grenade et en Algérie, le *Genista spartioides* sur les collines sèches des environs d'Oran et le *Genista æthnensis* en Sardaigne et en Sicile.

Lasiospartum Spach.

Les *Lasiospartum* Spach comprennent des arbrisseaux très rameux, dressés, inermes ayant le port des *Ephedra*. Les ra-

meaux et les ramules sont cylindriques striés, mutiques, rapidement dénudés, car les feuilles tombent vite. Ils sont, les uns fasciculés, les autres opposés ou alternes ; les plus âgés portent les cicatrices des feuilles, légèrement épaissies et transformées en petits tubercules ; les plus jeunes sont très ténus et allongés, simples ou presque simples. Les feuilles, alternes ou opposées, tombent très rapidement ; elles sont sessiles, uni ou trifoliolées, à stipules dentiformes très petites ou même complètement absentes.

Les fleurs sont réunies en capitule au sommet des rameaux jeunes. Chaque pédicelle très court, quelquefois presque nul, naît à l'aisselle d'une bractée et porte vers la moitié supérieure deux bractéoles. Bractéoles et bractées membraneuses, concaves, sont imbriquées dans le capitule jeune et dépassent les fleurs. Le calice persiste, mais la corolle est caduque. La carène est très tomenteuse.

L'ovaire contient trois à cinq ovules. Le stigmate subpelté, hémisphérique, se penche en avant. La gousse soyeuse ou laineuse contient une à cinq graines : elle est de forme linéaire allongée, mais dans certaines espèces elle reste courte et affecte la forme des fruits de *Brachycarpées*.

Principaux types de morphologie interne.

Au point de vue anatomique, cette section est très homogène et un seul exemple suffira à nous en faire connaître les particularités. Coupons transversalement l'entre-nœud d'un jeune rameau du *Genista equisetiformis* Spach.

La tige présente douze côtes larges, aplaties au sommet, séparées par des sillons profonds, mais très étroits. La cuticule, plus mince dans les sillons, est très épaisse au sommet des côtes. Les poils simples, allongés, et les stomates sont profondément situés dans les sillons. L'écorce mince est riche en chlorophylle, mais sans structure en palissade même en dedans des sillons : elle est réduite à une ou deux assises sans chlorophylle au sommet des côtes.

Le stèle est volumineuse ; elle envoie dans chaque côte une aile de fibres reliée au péricycle qui s'épanouit en éventail

large vers l'extérieur, mais est très resserrée vers sa base. Chaque aile coiffe un faisceau libéroligneux. En dedans de chaque sillon, sous un petit arc formé de quelques fibres péricycliques, se trouve un faisceau libéroligneux plus petit. Le bois forme une couche mince. La moelle est très volumineuse, formée de grandes cellules isodiamétriques à parois minces très lignifiées.

L'insertion de la feuille intéresse trois côtes ; les faisceaux qui correspondent à ces trois côtes se séparent au nœud même presque en même temps : les deux latéraux, plus petits que le médian, quittent la stèle un peu avant lui. Très peu au-dessus du nœud la tige présente une structure complète, comme au milieu de l'entre-nœud, car les côtes et leur contenu se remplacent rapidement.

Le périderme se constitue dans le péricycle ; le rhytidome est écailleux.

Cette structure se retrouve sans variations, sauf dans le nombre des côtes, aussi bien dans les Genêts de cette section qui présentent des feuilles unifoliolées, comme les *Genista umbellata* Poir., *G. microcephala* Coss. et Dur., *G. capitellata* Coss. et Dur., que dans ceux dont les feuilles sont trifoliolées comme le *Genista clavata* Poir. ; donc, la morphologie interne nous montre l'unité de la section, mais elle ne pourra nous permettre de la subdiviser, sans le secours de la morphologie externe.

Principaux types de morphologie externe.

Nous réunissons dans cette section des espèces très voisines par leur organisation générale, identiques par leur structure, que divers auteurs ont pourtant séparées en considérant la forme du fruit. En effet, la majeure partie de ces Genêts [*G. umbellata, G. clavata*, etc.] ont des légumes allongés, linéaires, polyspermes, qui les font ranger sans conteste parmi les *Stenocarpées*, mais d'autres [*G. cephalantha, G. microcephala*, etc.], inséparables des précédents, ont pourtant des gousses courtes, ovées, obliquement acuminées, caractéristiques des *Brachycarpées*. Cette section se trouve donc à cheval

sur les deux grandes subdivisions en général adoptées ; elle est d'une position systématique difficile, ce qui a poussé certains auteurs à la diviser malgré son homogénéité.

1° *Genêts à légumes courts globuleux oligospermes.* — Le *Genista cephalanta* Spach, dont la gousse velue, violette est courte, ovale, globuleuse, à bec ascendant et contient une ou deux graines, est un sous-arbrisseau de $0^m,15$ à $0^m,30$ extrêmement rameux ; ses rameaux, les plus jeunes velus hirsutes, très courts, ramifiés, alternes, tronqués, anguleux, donnent à la plante un port d'*Ephedra*. Ils portent des feuilles alternes, sessiles, unifoliolées, munies de deux stipules épineuses très aiguës, minuscules mais bien visibles ; les folioles argentées soyeuses sont lancéolées ; les fleurs jaunes, à bractées foliacées très velues, sont disposées par cinq à douze en capitules globuleux qui ont valu à la plante son nom spécifique ; elles comprennent : deux bractéoles latérales filiformes et velues ; calice hirsute à cinq segments presque égaux, les deux supérieurs, formant le labre, un peu plus larges et subulés que ceux du labiole ; étendard ové ou lancéolé, aigu au sommet, glabre, dépassant un peu la carène ; son limbe étroit est fixé par un onglet large ; ailes étroites, oblongues, obtuses, à pleuridie ; carène glabre, sauf la marge inférieure soyeuse ; onglets grêles ; limbe oblong très obtus ; ovaire velu ; stigmate introrse globuleux.

[Calice : tube 3 ; segments 5 ; corolle : E. $9+4\times5$; A. $8+5\times2$; C. $6+6\times3$; gousse : $5+3\times3$ à 4.]

Le *Genista capitellata* Coss. et Dur. est voisin du précédent : c'est un sous-arbrisseau bas à port d'*Erinacea*, dont les rameaux nombreux, dressés ou diffus, sont pubescents et verts dans la jeunesse, puis glabres brunâtres, alternes ou fasciculés, à sommet un peu épineux, sauf pour les rameaux florifères. Les feuilles sont sessiles et unifoliolées alternes ou, à la base des rameaux nouveaux, opposées ; elles sont fugaces, bien que ne se détachant qu'après l'anthèse, munies de deux petites stipules dentiformes courtes et épineuses ; la foliole soyeuse, pubescente, est de forme oblongue. Les fleurs, groupées par trois à six, forment de petits capitules au sommet des ramules, à l'aisselle de bractées très étroites, lancéolées.

Fleur : calice soyeux à deux lèvres égales avec deux bractéoles linéaires égalant le tube, appliquées contre lui ; segments du labre triangulaires aigus ; labiole fendu jusqu'à la base en trois dents très étroites ; étendard et carène soyeux de même longueur ; ailes glabres. La gousse est courte.

Le *Genista microcephala* Coss. et Dur. est très voisin, mais les capitules sont plus grands, composés de sept à huit fleurs, les bractéoles ovales ou oblongues lancéolées ; de plus, le calice très velu a les segments du labre subulés acuminés et ceux du labiole linéaires-subulés.

[Folioles 3-8 ; calice : tube 2 ; segments supérieurs 3 ; segments du labiole 2,5 ; corolle : E. 5,4 + 2 × 4 à 5 ; A. et C. 5 + 2,5 × 2,5.]

2° *Genêts à légumes allongés polyspermes.* — Le *Genista equisetiformis* Spach ouvre la série des Genêts à fruits allongés. Par son port il rappelle un peu un *Equisetum* : ses rameaux dressés sont verts, striés, souvent en fascicules, simples avec des entre-nœuds allongés et des feuilles petites qui tombent rapidement ; les uns sont stériles, d'autres portent à leur sommet un capitule de fleurs.

Les feuilles sont unifoliolées, sessiles, à folioles lancéolées linéraires, soyeuses, velues en dessous.

Les capitules, composés d'une quinzaine de fleurs, sont denses, arrondis, laineux. Le pédicelle est presque nul ; les bractées acuminées, spatulées, sont courtes, les bractéoles linéaires. Les fleurs grandes, jaunes, soyeuses, ont : calice membraneux laineux ainsi que les bractées ; labre plus court que le labiole, formé de deux segments ovés acuminés, à acumens obliques, convergents ; labiole tridenté : les deux dents latérales aiguës divergentes, la médiane, droite, étroite, plus longue ; étendard laineux, circulaire, grand, à sommet entier ; ailes oblongues, larges, très obtuses, à grande pleuridie ; carène laineuse oblongue, cultriforme, très obtuse, avec grosse auricule infléchie vers l'onglet et dépression formant poche à nectar ; stigmate papilleux extrorse. La gousse est laineuse, droite, courtement acuminée, oblongue, étroite, contenant deux à cinq graines.

[Fol. 4-8 × 1-3 ; calice : tube, 2 ; segments supérieurs, 3 ; segments inférieurs 0,8 et 1,5 ; corolle : E. 10 + 3 × 9,5.

A. 7 + 3 × 3; C. 9 + 3 × 3,5; légume : 10-14 × 2.]

Le *Genista umbellata* Poiret est plus bas que le *Genista equisetiformis* Spach : ses rameaux et ramules sont raides et ténus, souvent groupés en fascicules et formant des espèces d'ombelles; les fleurs soyeuses, argentées et non laineuses, tomenteuses, ont leurs bractées ovées acuminées et leurs bractéoles oblongues-obovées.

Le *Genista clavata* Poir. est plus différent, il est très rameux, et atteint 0m,50 à 1 mètre.

Les feuilles, plus grandes que les entre-nœuds, sont non fugaces, trifoliolées, sessiles à folioles grêles, étroites, lancéolées, argentées-soyeuses sur les deux faces, coriaces, la médiane dépassant un peu les latérales.

Les capitules multiflores, hémisphériques, sont très denses dans la jeunesse et les fleurs sont sessiles; ensuite le pédicelle s'allonge un peu, il est couvert, ainsi que les bractées et le calice, d'une laine très épaisse, blanchâtre soyeuse. Bractées et bractéoles sont obovées-spatulées, légèrement acuminées. La fleur est semblable à celle du *Genista umbellata* Poir., mais les dents du labiole calicinal sont plus courtes et l'étendard est glabre. Le légume, très laineux, est oblong, aigu, courtement pédonculé, droit [légume 20-25 × 5 à 6].

Distribution géographique. — Les *Lasiospartum* poussent dans les régions montagneuses de l'Algérie [*G. cephalantha* Spach, *G. capitellata* Coss. et Dur., *G. microcephala* Coss. et Dur.] et du Maroc [*G. clavata* Poir.]; mais on trouve le *G. umbellata* Poir. en Corse et le *G. equisetiformis* Spach en Espagne.

CLASSIFICATION DES LASIOSPARTUM

I. Légumes globuleux, courts, oligospermes; feuilles unifoliolées fugaces à stipules épineuses, minuscules, mais bien visibles.

+ Arbrisseau bas très rameux, rameaux à sommets épineux; capitules de cinq à douze fleurs; bractées ovales; calice très velu à segments subégaux linéaires subulés; étendard plus long que la carène; stipules épineuses longues..... *G. cephalantha* Spach.

++ Arbrisseau bas, capitule de sept à huit fleurs; bractées acuminées, ovales; calice très velu à segments subulés; étendard égalant la carène; stipules épineuses courtes..... *G. microcephala* Coss. et Dur.

+++ Arbrisseau bas; capitules de trois à six fleurs; bractées linéaires-lancéolées; calice pubescent; labre à segments triangulaires, labiole à segments linéaires; étendard égalant la carène; stipules en aiguillons.... *G. capitellata* Coss. et Dur.

II. Légumes allongés, polyspermes; feuilles uni- ou trifoliolées; folioles très caduques ou nulles; stipules peu ou pas visibles.

α. Rameaux nouveaux très rapidement dénudés sans feuilles; feuilles 1-foliolées beaucoup plus petites que les entre-nœuds; étendard soyeux.

+ Arbrisseau bas de $0^m,30$ à $0^m,40$; rameaux et ramules raides, ténus; fleurs soyeuses argentées; bractéoles obovées ou oblongues acuminées; feuilles à stomates nombreux sur la face supérieure avec ostiole parallèle à la nervure médiane; poils coudés, à un bras latéral..... *G. umbellata* Poir.

++ Arbrisseau plus élevé à ramules subfiliformes flexibles mous; fleurs laineuses, tomenteuses; bractéoles linéaires; stomates des feuilles disposées sans règle..... *G. equisetiformis* Spach.

β. Rameaux nouveaux feuillés; feuilles 3-foliolées un peu plus grandes que les entre-nœuds; étendard glabre; poils coudés à un bras latéral..... *G. clavata* Poir.

Voglera Gaertn., Mey., Scherb.

La section *Voglera*, considérée comme genre par Gaertner, Meyer et Scherb (1), se présente comme très homogène et bien distincte, tant par l'anatomie que par la morphologie, des autres Genêts; aussi mériterait-elle probablement d'être élevée au rang de genre.

Ce sont des arbrisseaux ou sous-arbrisseaux le plus souvent couchés, à rameaux et ramules alternes pentagonaux, armés d'épines dures et persistantes, axillaires. Ces épines portent à la base dans leur jeunesse quelques feuilles qui tombent rapidement. Les feuilles, peu fugaces, alternes, quelquefois opposées aux épines, sessiles, n'ont point en général de stipules, et leur coussinet est à peine visible. Les fleurs, au sommet des rameaux de première année, sont disposées en grappes terminales. L'étendard, sauf dans la seule espèce *G. hispanica* L., est plus court que la carène. Le pédicelle prend naissance à l'aisselle de bractées foliacées alternes, il porte à son sommet

(1) Gaertner, Meyer, Scherb, *Flor. Watterau*, p. 480; 1800.

deux bractéoles; bractées et bractéoles sont persistantes. Le stigmate est introrse. Le légume répond bien au type brachycarpé, il est court, renflé, muni d'un bec légèrement falciforme et contient une à deux graines.

Principaux types de morphologie interne.

La structure présente une particularité qui fait aux *Voglera* une place tout à fait à part parmi les Genêts, à côté des *Phyllospartum*, et les rapproche des Cytises. La feuille ne reçoit pas trois méristèles complètes de la tige, elle ne reçoit qu'une seule méristèle, toujours détachée de la stèle au nœud même. On ne trouve donc jamais de faisceaux libéroligneux dans l'écorce de la tige.

La coupe transversale dans le milieu d'un entre-nœud présente dans le *Genista triacanthos* Brotero, par exemple, six côtes larges à leur base, s'amincissant jusqu'au sommet où elles sont arrondies, donnant à la coupe l'aspect d'une étoile à six branches. Les sillons sont trois à quatre fois plus larges que les côtes. L'épiderme, dont certaines cellules sont beaucoup plus volumineuses que leurs voisines, est revêtu d'une cuticule d'épaisseur constante. Il porte des stomates même sur les côtes, mais il est dépourvu de poils.

L'écorce mince présente, en dedans des sillons, une bandelette de deux à trois assises en palissades, doublée de cellules plus internes parenchymateuses; il n'y a que deux ou trois assises corticales, incolores, sur les côtes. L'endoderme est bien net, ses cellules dépassent par leurs dimensions les voisines.

Le péricycle envoie dans chaque côte une aile fibreuse, étroite en sa région médiane, élargie aux deux extrémités, et, en dedans de chaque sillon, un arc fibreux quelquefois très épais, souvent divisé en deux ou trois tronçons et quelquefois si développé qu'il atteint les proportions d'une aile : il se forme alors une côte supplémentaire dans le milieu du sillon. La stèle est volumineuse. Les faisceaux libéroligneux sont bien développés, correspondant les uns aux côtes, les autres aux sillons; ils sont souvent divisés par des paquets de fibres très lignifiées.

Les cellules de la moelle sont polygonales, à parois minces très lignifiées.

La structure étoilée est assez particulière à cette section, mais l'insertion de la feuille est surtout remarquable : elle n'intéresse ici qu'une seule côte.

L'aile fibreuse de cette côte s'étire, puis s'élargit en arc. Le faisceau libéroligneux qui lui correspond se sépare de la stèle au nœud même et se dispose en un arc au-dessous des fibres ; puis faisceau et aile vont au pétiole.

Certaines variétés ont trois de leurs côtes moins développées que leurs voisines : l'ensemble de la coupe est alors triangulaire, mais quelle que soit la variété à laquelle on s'adresse, la position relative des éléments entre eux et le mode d'insertion de la feuille restent toujours immuables.

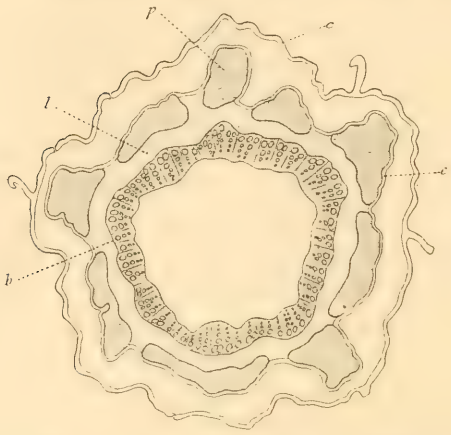


Fig. 26. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genista Tournefortii* ; *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *p*, fibres ; *l*, liber ; *b*, bois.

On trouve exactement cette même structure, mais avec huit côtes, dans un petit nombre d'espèces, comme les *Genista gibraltarica* DC., *G. Michelii* Spach, ou *G. erioclada* Spach, mais le nombre huit est plutôt une exception, car presque toutes les coupes de Genêts appartenant à cette section se présentent sous l'aspect d'une étoile à cinq branches, comme on peut le voir dans le *Genista carinalis* Gries., *G. aristata* Presl, *G. germanica* L., *G. hirsuta* Vahl, *hispanica* L., *G. tricuspidata* Desfon., *G. Cupani* Guss. et d'autres.

Quelquefois les cinq côtes sont peu développées et l'ensemble de la coupe est alors presque circulaire à bords seulement ondulés comme dans certaines variétés du *Genista sylvestris* Scop. C'est aussi le cas du *Genista Tournefortii* Spach, chez qui les ailes fibreuses sont petites et ne repoussent pas l'écorce

tout à fait aussi loin que dans les autres types : la zone corticale garde, même dans les côtes, une épaisseur de trois à quatre assises de cellules à parois minces, très aquifères, mais ne contenant jamais de chlorophylle.

Avant de quitter les particularités anatomiques de cette section, il faut attirer l'attention sur deux espèces de Genêts remarquables : le *Genista ulicina* Spach et une espèce voisine du *Genista hirsuta* Vahl, le *Genista lanuginosa* Spach, dont la structure se rapproche de celle des *Carmichælia* Brown (1).

En coupe transversale dans l'entre-nœud, le *Genita ulicina* Spach est pentagonal avec des contours irréguliers. L'épiderme est simple, à cellules très régulières, protégé d'une cuticule épaisse. L'écorce mince est très nettement palissadique, même sur le flanc des côtes.

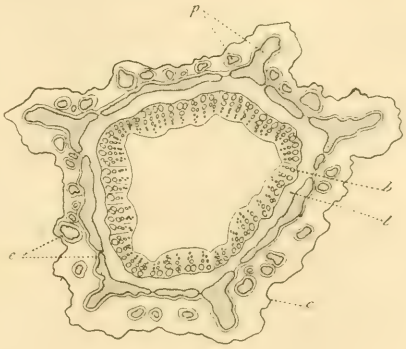


Fig. 27. — Coupe schématique de l'entre-nœud du *Genita ulicina*; *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; *b*, bois.

La stèle envoie dans chaque côte une aile de fibres comme dans les autres types de *Voglera* : cette aile fibreuse reste étroite, son sommet est séparé de l'épiderme par trois à cinq assises de cellules à parois cellulosiques légèrement épaissies, ne renfermant pas de chlorophylle. En outre, entre ces côtes, l'écorce contient un nombre variable de petits paquets de fibres isolés et entourés chacun d'une assise de cellules identiques à celles de l'endoderme général, ce qui donne un aspect particulier à la coupe. Les vaisseaux du bois sont larges, ils forment de grands faisceaux séparés longtemps par des cellules parenchymateuses cellulosiques. La moelle, sauf vers la périphérie, est peu ou point lignifiée.

L'insertion de la feuille se fait, comme dans les autres espèces de la section, en face d'une côte.

(1) Voy. Van Tieghem, *loc. cit.* (Journ. de Bot., p. 192 ; 1905).

La coupe, dans un piquant, est un peu différente de la précédente : elle est à peu près circulaire.

La cuticule est très épaisse. La stèle est petite, elle envoie de nombreuses ailes étroites et longues touchant presque à l'épiderme ; entre ces ailes l'écorce contient de larges paquets de fibres entourés d'endoderme et isolés. Les faisceaux vasculaires sont très peu développés, la moelle est peu volumineuse ; ses cellules, bien lignifiées, sont arrondies, laissant entre elles de faibles méats, et leurs parois sont si épaisses qu'elles obstruent presque complètement leur cavité.

Le *Genista lanuginosa* Spach offre la même structure avec une tige ronde, une stèle à nombreuses ailes péricycliques et des paquets de fibres dans l'écorce.

Le périderme dans cette section est variable : dans certaines espèces il est épidermique (*G. Tournefortii* Spach), mais le plus souvent il naît sous les épaississements fibreux du péricycle et exfolie alors l'écorce et les ailes donnant à la tige âgée une structure de stèle sans ailes (*Genista sylvestris*, *G. hispanica*, etc.).

Mais nous avons surtout insisté sur les différences qui sont l'exception ; nous devons faire remarquer que presque toutes les espèces sont pentagonales et en tout cas, quel que soit le nombre des côtes et les détails d'agencement de l'entre-nœud, le mode d'insertion de la feuille est typique et fait l'unité anatomique de cette section et son indépendance.

Principaux types de morphologie externe.

On peut diviser les *Voglera*, comme le fait Spach, d'après le port et les feuilles.

Dans un premier groupe nous mettrons des sous-arbrisseaux à tige et rameaux inermes, courts et ténus, à rameaux florifères sans épines, à feuilles unifoliolées sans stipules, comme le *Genista carinalis* Griseb., petit arbrisseau bas dont les feuilles étroites, sessiles, égalant les entre-nœuds, sont linéaires lancéolées, velues, soyeuses. Les fleurs, en grappes lâches, terminales, non entremêlées de feuilles, ont bractée et bractéoles étroites, soyeuses, persistantes. Calice glabre à tube court;

segments du labre triangulaires très aigus, labiole trifide beaucoup plus long que le labre; étendard très petit, ové, entier, glabre; ailes petites, oblongues, obtuses; carène bien développée, falciforme, un peu aiguë, subrostrée, pubescente; stigmate introrse. La gousse est courte, ovée, bombée, à bec oblique, oligosperme, soyeuse-pubescente, enveloppée du calice persistant et de la corolle marcescente.

Le *Genista sylvestris* Scop., bas et à rameaux diffus, diffère par ses rameaux florifères, pubescents à la base, et portant des épines filiformes, vertes, de 12 à 35 millimètres, dressées ou aplaties, molles, émoussées, ramifiées, plus longues que les feuilles. Il pourra nous servir de type d'un second groupe de *Voglera*.

Les feuilles alternes, unifoliolées, sans stipules, sont persistantes. La foliole est linéaire, lancéolée, mince, velue; elle est plus étroite, filiforme, sur les épines.

Les fleurs forment des grappes lâches terminales, elles ont un pédicelle court muni de bractées et bractéoles, étroites et courtes, velues ainsi que le calice. La fleur possède : calice à tube court à 5 segments longs, les deux supérieurs subulés un peu gonflés, puis filiformes aigus, beaucoup plus longs que le tube du calice, labiole longuement trifide à segments linéaires; étendard court, ovale, glabre; ailes oblongues avec quelques poils sur les bords inférieurs; carène grande, cultriforme, obtuse, plus longue que l'étendard; style incurvé à stigmate introrse.

La gousse, entourée des restes du calice et de la corolle, est ovale, aplatie, courte, à rostre presque droit. La surface est réticulée, glabre, la suture est un peu épaissie, velue. Elle contient une ou deux graines.

[Feuilles 10-15 × 1,4; calice : tube 1,7; labre 4,5 segments du labiole 5 et 5,5; corolle : E. 5,5 + 2 × 5; A. 5 + 2 × 2; C. 8 + 2,5 — 2,5; gousse 5 + 2 × 2,5.]

Les *Genista Michelii* Spach et *Genista aristata* Presl appartiennent au même groupe, mais le *Genista germanica* L. a un port différent, ses épines sont plus fortes et se trouvent sur tous les rameaux, même sur les stériles, sauf lorsqu'ils sont tout jeunes.

Les feuilles sont sans stipules, grandes, alternes, sessiles, plus longues que les entre-nœuds; leurs folioles sont molles, ovales, un peu luisantes, couvertes en dessous et sur les marges de longs cils rares. A l'extrémité de ramules serrés, grêles, dressés et feuillés sauf dans l'inflorescence, les fleurs forment des grappes à aspect d'épi, assez denses. Le pédicelle est très court à l'aisselle d'une petite bractée subulée courte. La fleur se compose de : calice velu à labiole un peu plus long que le labre; segments du labre triangulaires, lancéolés, segments du labiole plus petits, plus étroits, aigus; étendard glabre cordato-ové, bien plus petit que la carène; ailes obtuses, oblongues, petites avec onglet long; carène plus longue, plus large, oblongue, cultriforme, obtuse, avec petites auricules obtuses et avec nectaires, pubescente; stigmate papilleux introrse.

La gousse rhomboïdale-oblongue est hirsute, brune, et contient deux à quatre graines ovoïdes.

[Feuilles 19 × 9; calice : tube 1,5; segments du labre 2, du labiole 1,5 et 1; corolle : E. 5 + 2,5 × 5; A. 5 + 2 × 2; C. 7 + 3 × 3; gousse 8 à 10 × 5.]

Les espèces dont nous allons nous occuper maintenant ont des épines même sur les rameaux très jeunes. Ces épines restent encore molles, ténues ou subfiliformes, vertes, sur les jeunes pousses dans le *Genista ulicina* Spach qui rappelle par son port certains *Ulex* bas, avec ses fleurs orangées assez grandes en grappes denses, souvent surmontées par l'extrémité verte d'un rameau.

Les feuilles sessiles sont oblongues lancéolées, hirsutes sur les deux faces, alternes, et unifoliolées sans stipules.

Dans le *Genista hirsuta* Vahl, arbrisseau de près d'un mètre, les épines sont plus puissantes, droites, plus longues que les entre-nœuds, simples ou ramifiées en croix, à extrémité très aiguë et cartilagineuse. Les très jeunes ramules et les vieux rameaux sont glabres; les jeunes rameaux sont hirsutes, couverts de longs poils raides et peu nombreux. Les feuilles, simples, sessiles, alternes, sont oblongues, lancéolées, glabres, sauf sur les bords et sous les nervures où elles sont longuement hirsutes. Les rameaux florifères sont très épineux.

L'inflorescence est une longue grappe à fleurs serrées, nombreuses. Le pédicelle porte au sommet une longue bractée foliacée, oblongue aiguë, et deux bractéoles spatulées ou lancéolées, étroites, hirsutes.

Calice lacinié à tube court, presque glabre, couvert de longues soies clairsemées; segments du labre subulés à la base puis presque filiforme au sommet; le labiole se termine par trois lanières étroites, semblables à celles du labre, mais presque aussi longues que la carène; corolle laineuse; étendard petit, ové, étroit; ailes ovales, obtuses, glabres, sauf sur les bords; carène oblongue, un peu aiguë; stigmate introrse.

La gousse est velue, monosperme.

[Épines 20 à 30; feuilles 10; calice : tube 2,5; segments du labre 6, du labiole 8; corolle : E. $9 + 3 + 5$; A. $6 + 4 \times 2,5$; C. $10 + 4 \times 3$.]

Le *Genista hispanica* L., d'une vingtaine de centimètres, a aussi des épines grêles, ramifiées, sur tous les rameaux, et des feuilles rares, unifoliolées, sans stipules, mais il est remarquable par ses fleurs, les seules de la section qui possèdent un étendard égalant ou dépassant la carène.

Calice velu campanulé, un peu urcéolé; labre court; labiole trois fois plus long que le labre; étendard glabre cordato-ové, obtus; ailes oblongues, obtuses; carène subtomenteuse à la partie antérieure et sur la marge inférieure, obtuse, oblongue; stigmate globuleux un peu plus développé en arrière. Gousse noire, longuement poilue, ovale ou ovée, à rostre aigu, subfiliforme, contenant une ou deux graines ovoïdes.

Cette espèce a de nombreuses variétés plus ou moins velues ou soyeuses, ou à fruit glabre

Le *Genista gibraltarica* DC. a encore des épines fortes, très rigides et très vulnérantes, souvent simples ou peu ramifiées, qui se trouvent sur tous les rameaux. Mais les feuilles unifoliolées, linéaires, épineuses, sont pour la plupart, sinon toutes, stipulées : les stipules sont deux aiguillons subulés, très aigus, persistant après la chute des feuilles et visibles de part et d'autre du coussinet. Les fleurs, en grappes lâches, terminales ont à nouveau l'étendard beaucoup plus court que la carène.

On placera à côté de ce Genêt le *Genista tricuspidata* Desfont., avec ses nombreuses variétés.

Enfin les *Genista juniperina* Spach, *triacanthos* Brotero, *Cupani* Guss. méritent une place à part dans cette section, à cause de leurs feuilles trifoliolées.

Répartition géographique. — Presque toutes les espèces de cette section habitent principalement l'Espagne et le Portugal. Le *Genista germanica* L. est commun à toute l'Europe centrale, en France, en Allemagne et de l'Italie à la Russie ; le *Genista Cupani* Guss. est endémique en Sicile ; en Algérie se rencontrent aussi de nombreuses espèces, comme les *Genista erioclada* Spach, *ulicina* Spach, *tricuspidata* Desfont., *triacanthos* Brot. et, au Maroc, *G. gibraltarica* DC. et *tridens*.

CLASSIFICATION DES VOGLERA

A. Feuilles à une foliole sans stipules.
Étendard plus court que la carène :
I. Rameaux stériles et florifères sans épines..... *G. carinalis* Gr.
II. Rameaux stériles inermes, rameaux florifères à épines molles émoussées.
+ Feuilles à stomates surtout sur la face supérieure, gros faisceaux des nervures avec sclérenchyme.
α. Calice à segments du labre deux fois plus longs que le tube..... *G. sylvestris* Sc.
β. Calice à segments du labre un peu plus longs que le tube..... *G. Michelii* Sp.
++ Feuilles à stomates surtout sur la face inférieure, gros faisceaux des nervures sans sclérenchyme.
γ. Calice à segments du labre plus courts que le tube..... *G. aristata* Presl.
III. Rameaux stériles et ramules florifères frutescents, les nouveaux inermes, les vieux épineux..... *G. germanica* L.
IV. Rameaux florifères et ramules frutescents, épineux.
+ Épines ténues ou filiformes, molles sur les jeunes pousses, dures ensuite, les premières pennées, les autres à ramification diffuse.
α. Bractée à la base, bractéoles au sommet du pédicelle : tige à stèle à cinq ailes sans paquets fibreux dans l'écorce..... *G. Tournefortii* Spach.
β. Bractée et bractéoles au sommet du pédicelle ; tige à stèle à cinq ailes fibreuses péricycliques avec des îlots fibreux dans l'écorce. *G. ulicina* Spach.
++ Épines puissantes allongées simples ou trifurquées :
α. Bractée et bractéoles au sommet du pédi-

celle ; feuilles, bractées, calice très hirsutes; segments du calice très longs.
○ Épines robustes très vulnérantes; feuilles glabres en dessus, hirsutes en dessous; fleurs en grappes, épis allongés; pas de paquets de fibres entre les ailes péricycliques dans l'écorce..... *G. hirsuta* Vahl.
○○ Épines plus ténues, feuilles luisantes sur les deux faces, inflorescence courte en capitule; des paquets de fibres dans l'écorce entre les ailes de la stèle..... *G. lanuginosa* Sp.
β. Bractée à la base, bractéoles au sommet du pédicelle ; rameaux florifères, ramules et épines laineux.
○ Grappes denses; segments du labre égalant le tube du calice..... *G. erioclada* Sp.
○○ Grappes lâches; segments du labre deux fois plus longs que le tube..... *G. anatolica* Boiss.
V. Rameaux florifères et ramules frutescents épineux... *G. hispanica* L.

B. Feuille à une foliole à deux stipules :
Étendard plus court que la carène.
VI. Rameaux florifères et ramules frutescents épineux.
+ Foliole coriace, épaisse, aristulée, épineuse, à faisceaux des nervures accompagnés de sclérenchyme; corolle glabre, ovaire glabre 2-ovulé..... *G. gibraltarica* DC.
++ Foliole ni coriace ni épineuse; carène à marge inférieure pubescente, ovaire tomenteux à six à douze ovules..... *G. tricuspidata* Desfont

C. Feuilles trifoliolées.
Étendard plus court que la carène.
VII. Rameaux florifères et ramules frutescents épineux (certaines espèces exceptionnellement restent herbacées, inermes).
+ Feuilles stipulées; folioles rigides, épineuses; ovaire glabre à deux ovules..... *G. juniperina* Sp.
++ Feuilles non stipulées, folioles mutiques ou peu mucronées; ovaire pubescent ou hirsute à quatre à huit ovules.
α. Segments du labre du calice plus long que le tube..... *G. triacanthos* Br.
β. Segments du labre du calice plus courts que le tube..... *G. Cupani* Guss.

Phyllospartum Willkomm.

La section des *Phyllospartum* Willkomm rassemble les *Camptolobium*, *Phyllobotrys*, *Ancistrocarpum*, sous-genres de Spach basés sur la forme du fruit. Elle est très voisine des *Voglera* et Taubert (1), malgré les légumes polyspermes et

(1) Taubert, dans Engler, *loc. cit.*, p. 234.

allongés, la place près de ceux-ci parmi les *Bracycarpées* : cette manière de voir est du reste confirmée par les données anatomiques.

Ce sont des arbrisseaux ou des arbustes épineux très rameux, feuillés, à ramules les plus nouveaux inermes. Les feuilles alternes, sans stipules, sauf de rares exceptions, ont une foliole sessile, non fugace : le coussinet, très petit, est persistant. Les épines axillaires sont semblables à celles des *Voglera*. Les fleurs forment des grappes au sommet des ramules nouveaux ; elles sont pourtant quelquefois latérales, isolées ou par deux. Il y a une bractée à la base du pédicelle et deux bractéoles persistantes au sommet. Le calice persiste, la corolle est marcescente. L'étendard est en général moins long que la carène ; l'ovaire allongé renferme de nombreux ovules bisériés. Le légume est linéaire ou presque rhomboédrique, allongé, plus ou moins recourbé, subfalciforme ou quelquefois droit. Le sommet en est oblique, rostré, acuminé. Inégalement compressé, un peu bosselé, rarement subgonflé, avec une suture séminifère légèrement épaissie, ce fruit est polysperme, beaucoup plus long que le calice.

Principaux types de morphologie interne.

La coupe de l'entre-nœud est, chez le *Genista falcata* Brotero, par exemple, tout à fait semblable à celle des Genêts de la section *Voglera* : elle est en étoile pentagonale à contours un peu irréguliers ; l'écorce est mince et à structure palissadique dans la région qui tapisse les larges sillons, réduite à une assise aplatie au sommet des côtes. La stèle est ailée par le péricycle : elle envoie dans chaque côte une aile de fibres élargie aux deux extrémités, plus mince dans la région moyenne. En dedans de chaque sillon, le péricycle se différencie en un arc de fibres mince. Les dix faisceaux libéroligneux sont en général séparés par des paquets de fibres ligneuses. Les cellules de la moelle sont grandes, à parois minces très lignifiées.

La feuille s'insère en face d'une seule côte et reçoit une seule méristèle complète séparée de la stèle au nœud même : c'est le mode d'insertion que l'on ne trouve que chez les *Voglera*.

Le périderme est épidermique : il arrondit la tige en comblant d'abord les sillons.

Le *Genista anglica* L. ou le *Genista berberidea* Lange sont du même type, mais la coupe de l'entre-nœud n'est pas nettement en forme d'étoile ; elle rappelle celle du *Genista Tournefortii* Voglera ; les contours sont irréguliers et les cinq côtes peu marquées, mais bien nettes grâce aux ailes fibreuses qu'elles contiennent, car, là comme précédemment, la stèle envoie cinq ailes fibreuses péricycliques qui repoussent l'écorce profondément. Le bois est bien développé, les faisceaux sont séparés par des paquets de fibres à parois très épaisses et très lignifiées. Enfin la feuille ne reçoit toujours de la stèle qu'un faisceau foliaire et l'aile fibreuse qui le surmonte. La seule différence réside en la position du périderme qui, dans ces espèces-ci, se forme dans le péricycle en dedans des épaississements fibreux et exfolie rapidement l'écorce avec les ailes et arcs péricycliques.

Une coupe faite dans un rameau piquant est un peu différente de celle qui vient d'être décrite : le contour est circulaire, même chez les espèces nettement pentagonales quant à la tige. L'épiderme possède une très forte cuticule. Les ailes péricycliques sont très développées, ainsi que les fibres qui séparent les faisceaux du bois. Les cellules de la moelle ont leurs contours arrondis et leurs parois, plus épaisses que dans les types ordinaires, très fortement lignifiées.

Principaux types de morphologie externe.

Au point de vue de la morphologie externe on peut distinguer les types suivants :

Le *Genista anglica* L. est un sous-arbrisseau de moins d'un mètre, glabre, à tiges très rameuses et rameaux grêles nus à la base, arrondis, revêtus d'une écorce membraneuse brune, ornée d'épines grêles, simples ou ramifiées-pennées. Les ramules sont verts, un peu striés, les floraux inermes.

Les feuilles, subsessiles, unifoliolées, sont étroitement lancéolées sur les rameaux stériles, larges, obovales sur les rameaux fertiles, sans stipules.

Les fleurs sont disposées en grappes lâches, à l'aisselle de grandes bractées foliacées plus longues que le pédicelle.

Fleurs glabres; calice campanulé; segments du labre triangulaires aigus, labiole courtement trifide; étendard dressé étroit, ovale-lancéolé un peu aigu; ailes oblongues, étroites, un peu aiguës, munies de très larges pleuridies; carène plus large que les ailes, un peu aiguë, à auricules obtuses et à nectaires; stigmate introrse.

La gousse, presque cylindrique, recourbée en S, est glabre et mate; elle contient 6 à 10 graines ovoïdes, noires, luisantes.

[Feuilles 5 à 8 × 0,5 à 2; calice, segments du labre 1,5; tube 1,5; segments du labiole, 0,5; corolle: E. 7 + 1,5; A. 6 + 1,5; C. 7,5 + 2 × 2,5; gousse, 14 × 5].

Le *Genista brutia* Parl. n'est qu'une variété du précédent. Le *Genista ancistrocarpa* Spach en est voisin, mais il a les feuilles trifoliolées petites sur les rameaux stériles, unifoliolées sur les fertiles; l'étendard est beaucoup plus petit que la carène; le fruit est droit, avec un acumen grand, incurvé.

Le *Genista falcata* Brotero, avec ses grandes épines ramifiées en croix et ses feuilles unifoliolées sans stipules, a des fleurs disposées en grappes lâches, pauciflores, sur des rameaux latéraux. Le pédicelle, long, naît à l'aisselle d'une petite bractée sétacée, velue, persistante ainsi que les deux bractéoles du sommet.

Fleur: calice à lèvres subégales; segments du labre oblongs, liguliformes; labiole tridenté; étendard glabre, petit, étroit, ovale; ailes glabres, oblongues, obtuses; carène longue, oblongue-cultriforme, un peu acuminée, velue sur la partie de la marge inférieure voisine de l'onglet; stigmate introrse.

La gousse, d'abord droite, est incurvée en faucille à son extrémité.

[Feuille 7 × 2; calice: tube 2; segments du labre 2, dents du labiole 0,5; corolle: E. 7 + 3,4 × 5; A. 7 + 2,5 × 2,5; C; 8 + 3 × 2,8; gousse, 20 à 25 + 4, 4 à 4,5.]

Le *Genista berberidera* Lange diffère par la disposition des rameaux, la position des épines, la gousse velue, les fleurs solitaires à calice à lèvres très inégales.

Distribution géographique. — Le *Genista anglica* L. est

répandu dans toute l'Europe occidentale, de la Suède au Portugal, sauf en Irlande. On trouve aussi la forme *frutia* Parl. en Italie méridionale. Les autres espèces, *Genista falcata* Brot., *G. ancistrocarpa* Spach, *G. berberidea* Lange sont endémiques en Portugal et en Espagne (centre et Galice).

CLASSIFICATION DES PHYLLOSPARTUM

A. Fleurs à l'aisselle d'une grande bractée persistante; périderme péricyclique exfoliant toute l'écorce :
- + Feuilles toutes unifoliolées ; légume presque cylindrique courbé en S..... *G. anglica* L.
- ++ Feuilles des rameaux florifères unifoliolées ; feuilles des rameaux stériles trifoliolées ; légume droit ou presque, à bec longuement recourbé..... *G. ancistrocarpa* Spach.

B. Fleurs à l'aisselle d'une toute petite bractée persistante :
- + Fleurs en grappes lâches; calice à lèvres subégales; légume glabre; périderme dans l'épiderme; stomates des feuilles à cellules annexes différenciées..... *G. falcata* Brot.
- ++ Fleurs solitaires ou par deux, labre plus court que le labiole ; légume velu ; périderme dans le péricycle.. *G. berberidea* Lange.

CHAPITRE III

ÉTUDE PARTICULIÈRE DU GENRE CYTISUS

Sarothamnus (Wimmer) Bentham.

Les espèces qui forment la section *Sarothamnus* (Wimmer) Bentham offrent un certain nombre de caractères communs assez particuliers pour que divers auteurs, comme Wimmer, les aient séparées en un genre distinct.

Pourtant ces caractères sont, comme nous le verrons, très voisins de ceux des Cytises et c'est leur attribuer trop d'importance que de leur donner une valeur générique : aussi nous considérons, avec Bentham, les *Sarothamnus* comme une section bien définie du genre *Cytisus*.

Les arbrisseaux qui composent cette section ont des rameaux grêles, striés, souvent fasciculés, inermes, les plus âgés sans feuilles, les plus jeunes portant des feuilles toutes trifoliolées ou, sur les rameaux fertiles, les unes tri- les autres unifoliolées. Les fleurs, grandes, jaunes, latérales, axillaires, solitaires ou géminées, sont mêlées souvent aux feuilles et forment des

grappes feuillées. Le calice, large, courtement campanulé, possède deux lèvres divariquées courtes, la supérieure brièvement bidentée, l'inférieure tridentée. L'étendard, dressé, est grand et arrondi, les ailes larges, la carène très courbe, aiguë ou obovée, vite pendante.

Il faut remarquer le style allongé qui s'enroule sur lui-même, souvent élargi un peu au-dessous du stigmate petit et capité. Le légume est linéaire, polysperme, à graines strophiolées.

Principaux types de morphologie interne.

Les *Sarothamnus*, au point de vue de la morphologie interne, présentent deux types de structure et ne s'en écartent pas.

La coupe d'un *Cytisus grandiflorus* DC. est une étoile à cinq branches. La cuticule est un peu plus épaisse au sommet des branches que sur les flancs et dans les sillons. Les stomates se trouvent partout, sauf sur le sommet même des côtes. La stèle est cylindrique, avec dix faisceaux libéroligneux correspondant, cinq aux côtes, cinq aux milieux des sillons.

Le péricycle se transforme, en dehors de chacun de ces faisceaux, en un arc étroit de fibres.

L'écorce présente cinq à sept assises de cellules dont les plus externes sont palissadiques. Elle contient, dans chaque côte, un faisceaux fibreux de forme triangulaire, dont l'un des côtés est accolé à l'épiderme et n'en est séparé que par une seule assise de cellules incolores à parois minces. L'endoderme, bien différencié, entoure, outre la stèle, chacun des faisceaux fibreux.

La feuille s'insère dans un intervalle entre deux côtes; elle reçoit le faisceau libéroligneux correspondant à cet intervalle, qui se détache au nœud même, ainsi que les deux méristèles fibreuses de l'entre-nœud inférieur. Après son entrée dans la feuille, le faisceau libéroligneux s'élargit beaucoup, détache latéralement deux petits faisceaux qui se placent sous les paquets fibreux latéraux et forment deux nouvelles méristèles complètes latérales.

La feuille ne reçoit donc qu'une seule méristèle complète,

médiane, qui se trifurque rapidement et deux méristèles incomplètes, fibreuses, latérales.

Le périderme est tardif et se forme dans l'épiderme.

Cette structure est identique à celle du *Cytisus scoparius* Link, qu'il vienne des Canaries ou du Japon, d'Autriche (Styrie) ou de Suède, mais ce n'est pas la plus habituelle chez les *Sarothamnus*.

En général, comme dans le *Cytisus Boissieri* Briq. (1), par exemple, la coupe présente huit côtes à tête arrondie, large, un peu resserrées vers la base, séparées entre elles par huit larges sillons. Ces sillons profonds, élargis vers le fond, et affectant en coupe la forme d'un Ω, contiennent des stomates et, en grand nombre, de longs poils simples, raides. Chaque côte dans son écorce contient une méristèle exclusivement fibreuse de forme triangulaire, rappelant tout à fait comme disposition et comme forme celles des côtes du *Cytisus grandiflorus* L. L'écorce, peu épaisse, est légèrement palissadique en dedans des sillons. La stèle, très développée, à moelle volumineuse, comprend huit faisceaux libéroligneux correspondant aux côtes et huit autres correspondant aux sillons. Ces faisceaux sont larges, peu épais, et le péricycle au-dessus de chacun d'eux est fibreux et forme des arcs minces et irréguliers. Le conjonctif médullaire est toujours formé de grandes cellules isodiamétriques à parois minces, fortement lignifiées et ponctuées.

La feuille s'insère exactement comme celle du *Cytisus grandiflorus* DC.

Ce type de structure, qui ne diffère donc de celui que nous avons décrit d'abord que par le nombre et la forme des côtes [huit au lieu de cinq] et par le revêtement [le *Cytisus grandiflorus* DC. est glabre], est le plus répandu et se retrouve dans les *Cytisus arboreus* DC., *C. malacitanus* Boiss., en somme dans la plupart des espèces devant être rapportées à la section des *Sarothamnus*.

(1) C'est le *Sarothamnus eriocarpus* de Boissier, mais en confondant le genre *Sarothamnus* et le genre *Cytisus* on est forcé de changer le nom spécifique, car il existe déjà un *Cytisus eriocarpus* (Wiborgia) de Boissier (Diagnoses, série 1, 2, p. 11 ; 1842-1859).

Principaux types de morphologie externe.

Le premier groupe d'espèces qui nous occupe est caractérisé par la carène très courbée, falciforme, et le style cilié à la base, élargi au-dessous du stigmate où le côté interne est aplati.

Dans ce groupe se place d'abord le *Cytisus scoparius* Link, arbrisseau de 2 à 3 mètres dont la tige à écorce grise est dressée (sauf dans les variétés maritimes où elle reste couchée), et dont les ramules feuillés, nombreux, allongés, dressés et verts, sont souples et anguleux, inermes. Les feuilles, oblongues ou lancéolées, pubescentes surtout en dessous, sont, les inférieures trifoliolées, pétiolées, les supérieures simples et sessiles. Les fleurs, grandes et jaunes, sont axillaires, solitaires ou géminées.

Fleur : calice court, glabre, persistant, campanulé, à lèvres courtes, égales, divariquées, bi et tridentées, pétales à onglets courts et concrescents avec le tube staminal à la base ; étendard ovale arrondi, très large, émarginé, dressé, glabre ; ailes glabres et longues, très larges, oblongues, cultriformes, obtuses, avec auricules obliques et avec pleuridies, carène très large, très courbée, falciforme, avec nectaires et pleuridies, glabre sauf quelques poils soyeux à la marge inférieure ; style enroulé en cercle, velu à la base, élargi supérieurement, avec petit stigmate terminal capité.

La gousse, très comprimée, est fortement ciliée sur les bords en bourrelets, glabre ailleurs. Elle contient huit à douze graines luisantes.

[Fleurs : calice, tube 3, lèvres 2 ; corolle : E. $15+2\times17$; A. $15+3\times8$; C. $16+3\times8$; gousse 40 à 50×8 à 10.]

Le *Cytisus cantabricus* Reich. se distingue par le légume qui est entièrement velu. Le *Cytisus grandiflorus* DC. a aussi un légume entièrement velu, laineux, mais ses feuilles sont toutes sessiles et ses fleurs longuement pédicellées.

La gousse est beaucoup moins comprimée, plus ou moins gonflée, épaisse, dans le *Cytisus pendulinus* L. (1) ; cette espèce a des feuilles presque toutes trifoliolées, alternes, moins lon-

(1) *Sarothamnus patens* Webb.

gues que les entre-nœuds; les folioles sont inégales, la médiane plus grande que les latérales, et sont obovées, obtuses, glauques en dessus, soyeuses, à poils appliqués en dessous. Les feuilles, pétiolées vers la base, sont presque sessiles au sommet des rameaux. Les fleurs sont très grandes, 20 millimètres, pédicellées, solitaires ou par deux, axillaires.

Le *Cytisus Boissieri* Briq. (1) a des feuilles de deux sortes : les supérieures sont sessiles et unifoliolées, les inférieures, pétiolées et trifoliolées. Les folioles affectent une forme oblongue, courte, obtuse, ou bien au contraire sont lancéolées, étroites, leur face inférieure est couverte d'une pubescence rare, appliquée. Les fleurs sont moins grandes (16 millimètres), disposées comme précédemment. La gousse est densément laineuse.

Le *Cytisus Welwitschii* Boiss. et Reut. est très voisin et pourrait être considéré comme une variété du précédent. Le *Cytisus catalaunicus* Briq. est au contraire bien distinct : il est le premier d'un groupe d'espèces différant des *Sarothamnus* que nous venons d'étudier par la carène large, très obtuse, obovée, et le style entièrement glabre, progressivement effilé, enroulé sur lui-même, terminé comme précédemment par un stigmate très petit, capité.

Les feuilles du *Cytisus catalaunicus* Briq. sont petites, longuement pétiolées, toutes trifoliolées, d'abord soyeuses, puis glabres. La gousse est large, allongée, oblongue, linéaire, un peu obtuse, mucronée, plate. Les marges, un peu épaissies, portent dans la jeunesse quelques cils courts.

[Folioles : 6×3,5; fleurs 14 à 16; gousse 35 à 40×5.]

Le *Cytisus arboreus* DC. peut atteindre les proportions d'un petit arbre (4 mètres). Les jeunes rameaux, grisâtres, tomenteux dans les sillons, glabres sur les côtes, portent des petites feuilles toutes pétiolées et trifoliolées. Les fleurs sont isolées, axillaires, longuement pédonculées. La gousse, à poils appliqués, noire, luisante, oblongue, linéaire, courte, soyeuse, distingue cette espèce du *Cytisus baeticus* Steud. dont la gousse est couverte d'une toison dense laineuse.

Le *Cytisus malacitanus* Boiss. est moins élevé, il ne dépasse

(1) *Sarothamnus eriocarpus* Boiss. et Reut.

pas 2 mètres; ses feuilles supérieures sont unifoliolées, les inférieures trifoliolées, pétiolées, très petites, soyeuses. La gousse plate, arquée, linéaire, comprimée, est couverte d'une villosité blanchâtre appliquée.

[Folioles : 4 × 2; fleurs 16; gousse 30 à 45 × 4 à 8.]

Répartition géographique. — La plupart des *Sarothamnus* habitent l'Espagne et le Portugal, mais quelques-uns ont une très grande extension, comme le *Cytisus scoparius* qu'on rencontre dans toute l'Europe et en différents points de l'Asie, jusqu'au Japon.

CLASSIFICATION DES SAROTHAMNUS

I. Carène subfalciforme; style cilié à la base, élargi au-dessous du stigmate où le côté interne est aplati.
- *a.* Légume comprimé, plat; feuilles inférieures trifoliolées, les supérieures et celles des ramules unifoliolées; la coupe de la tige à sillons très larges et côtes étroites figure une étoile à cinq branches.
  - + Les feuilles trifoliolées sont pétiolées; les unifoliées sessiles.
    - ○ Légume à faces glabres, cilié seulement sur les marges ..... *C. scoparius* Link.
    - ○○ Légume entièrement velu ..... *C. cantabricus* Reichb.
  - + Feuilles toutes sessiles ..... *C. grandiflorus* DC.
- *b.* Légume plus ou moins gonflé, épais, aplati; tige présentant huit côtes larges séparées par des sillons étroits, à coupe transversale en Ω; tout à fait à l'extrémité supérieure la tige n'a que cinq côtes.
  - + Feuilles toutes trifoliolées, pétiolées ..... *C. pendulinus* L.
  - ++ Feuilles inférieures trifoliolées pétiolées; les supérieures unifoliolées sessiles ..... *C. Boissieri* Briq.

II. Carène large obovée; style entièrement glabre, cylindrique, progressivement effilé, enroulé en ressort de montre; tige présentant huit à douze côtes larges séparées par des sillons étroits élargis au fond.
- *a.* Feuilles toutes trifoliolées.
  - ○ Légume d'abord un peu velu sur les bords, ensuite glabre ..... *C. catalaunicus* Briq.
  - ○○ Légume courtement soyeux ..... *C. arboreus* DC.
  - ○○○ Légume à longs poils laineux ..... *C. bœticus* Steud.
- *b.* Feuilles inférieures trifoliolées; les supérieures unifoliolées sessiles.
  - + Feuilles trifoliolées pétiolées ..... *C. malacitanus* Boiss.
  - ++ Feuilles toutes sessiles ..... *C. commutatus* Briq.

Corothamnus Taubert.

Les *Corothamnus* Taubert sont des sous-arbrisseaux décombants à rameaux striés, portant des feuilles unifoliolées, les inférieures fasciculées, les supérieures solitaires. Les fleurs axillaires sont isolées ou groupées par deux ou trois, elles naissent d'un bourgeon donnant de nombreuses feuilles. Le calice, court, campanulé, se termine par deux lèvres égales, courtes, la supérieure est bidentée, l'inférieure tridentée. La corolle est jaune, la carène incurvée, falciforme, obtuse, non rostrée. Le style filiforme, non enroulé, se termine par un stigmate introrse. Le légume est allongé et aplati, oblong-linéaire, et contient huit à dix graines munies de strophiole.

Les *Corothamnus* rappellent les Genêts par leur port et par leur corolle ; c'est pourquoi Bentham (1) les comprenait à tort dans la section *Stenocarpus* du genre *Genista*.

Morphologie interne.

La coupe de la tige d'un *Cytisus decumbens* Spach présente cinq côtes arrondies, un peu resserrées à la base, bien saillantes, séparées entre elles par des sillons de même largeur qu'elles. L'épiderme est revêtu d'une cuticule d'épaisseur moyenne, un peu plus mince dans les sillons ; il porte, même sur les côtes, de nombreux poils allongés et des stomates.

Fig. 28. — Coupe schématique d'un entre-nœud de *Cytisus decumbens*; *c*, épiderme; *e*, endoderme; *p*, fibres; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle.

L'écorce, épaisse de six à sept assises cellulaires, est très chargée de chlorophylle et un peu palissadique en dedans des sillons. Elle contient dans chaque côte une large méristèle exclusive-

(1) Bentham, dans Bentham et Hooker, *loc. cit.*, p. 483; 1867.

ment fibreuse. Ces méristèles sont triangulaires, bien développées, séparées de l'épiderme par une ou deux assises corticales et touchant presque à la stèle par leur angle interne. Elles sont entourées d'un endoderme riche en amidon. La stèle est volumineuse, à moelle très développée. Son péricycle forme un chapelet d'arcs fibreux qui la ceinture. Le bois, chez les rameaux jeunes, ne présente que cinq petits faisceaux à vaisseaux assez larges correspondant aux sillons ; dans le rameau un peu plus développé les faisceaux s'étendent latéralement et s'accolent, formant une couche continue de bois à vaisseaux larges et réguliers autour d'une grosse moelle bien lignifiée.

La feuille s'insère sur une face de la tige, entre deux côtes. Elle reçoit un large faisceau libéroligneux et deux méristèles fibreuses des deux côtes voisines. L'unique faisceau dès son entrée dans la feuille s'élargit beaucoup et détache latéralement de petits faisceaux qui s'accolent aux méristèles fibreuses latérales.

Le *Cytisus procumbens* Sprengel diffère du précédent seulement par le nombre des côtes qui est de dix au lieu de cinq (1).

Il faut remarquer que, dans la forme à dix côtes, la feuille ne s'insère pas dans un sillon, mais en face d'une des petites côtes : elle reçoit toujours un seul faisceau libéroligneux médian dont l'arc péricyclique fibreux se confond avec la petite méristèle fibreuse de la côte, comme dans les Genêts de la section *Voglera*, mais ce qui la différencie de ces derniers, c'est qu'elle reçoit, en outre, latéralement deux méristèles fibreuses incomplètes, comme chez les autres Cytises.

Morphologie externe.

Le *Cytisus procumbens* Sprengel est un sous-arbrisseau de $0^m,20$ à $0^m,40$, plus ou moins velu.

La tige est couchée, très rameuse, à rameaux diffus, tuberculés. Les feuilles, courtement pétiolées, planes, unifoliolées, sont oblongues, ovales, les inférieures fasciculées, les supérieures alternes, glabrescentes en dessus, velues en dessous et sur les bords.

(1) Cf. Briquet, *loc. cit.*, p. 158 ; 1894. Voy. Rouy, *loc. cit.*, IV, p. 210 ; 1897.

Les fleurs, solitaires ou par deux, naissent au centre de fascicules de feuilles et forment des grappes lâches. Le pédicelle est plus long que le calice.

Fleur : Calice court, velu à poils appliqués, un peu coriace, à lèvres divariquées un peu inégales : labre bidenté, labiole tridenté ; corolle glabre : étendard ovale, émarginé, plus long que la carène ; ailes oblongues cultriformes, élargies, au sommet très obtus ; carène peu falciforme, obtuse, à auricule aiguë et à nectaire ; stigmate globuleux, petit, introrse.

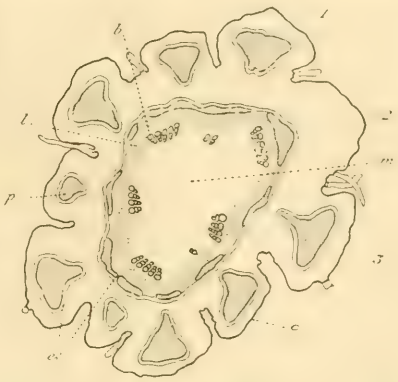


Fig. 29. — Coupe schématique d'un entrenœud de *Cytisus procumbens*. — 1, 2, 3, côtes destinées à la feuille immédiatement supérieure ; *c*, épiderme ; *e*, endoderme ; *p*, fibres ; *l*, liber ; *b*, bois ; *m*, moelle.

Le légume comprimé, plat, large, oblong-linéaire, mucroné, est velu, noir, dressé, contenant 4 à 6 graines. [Calice : tube 2,5 ; labre 2 ; labiole 2,5 ; corolle : E. 2,5 + 11 × 10 ; A. 10,5 + 3 × 4 ; C. 9,5 + 3,5 × 3,5 ; gousse 27 × 7.]

Cette espèce présente plusieurs variétés à grandes fleurs. La morphologie interne seule, comme nous l'avons dit plus haut, permet de distinguer le *Cytisus decumbens* du *C. procumbens*.

Répartition géographique. — Les Cytises de cette section se rencontrent en France, en Suisse, dans l'Italie septentrionale, en Istrie, Dalmatie, Bosnie, Monténégro et Albanie.

Eucytisus Bentham.

Les *Eucytisus* Bentham comprennent des sous-arbrisseaux ou arbrisseaux à rameaux anguleux portant des feuilles toutes semblables, trifoliolées, persistantes. Les fleurs, jaunes, sont ou latérales, nées de bourgeons à feuilles, ou disposées en grappes terminales à l'aisselle de bractées foliacées petites. Le calice court, campanulé, est bilabié. Les lèvres, courtes, sont

subégales ; la supérieure est entière ou bidentée, l'inférieure tridentée ou presque entière. La carène est falciforme, courbée, un peu aiguë, souvent presque rostrée. Le style, filiforme, plus ou moins recourbé, non enroulé, est surmonté d'un stigmate capité ou extrorse. Le légume est allongé, aplati, et contient de nombreuses graines strophiolées.

Cette section est voisine de celle des *Spartocytisus*, mais les *Eucytisus* n'ont jamais le port des *Spartium*, car leurs rameaux restent longtemps feuillés.

Principaux types de morphologie interne.

La coupe d'un jeune entre-nœud de *Cytisus æolicus* Guss. (1) est pentagonale ; elle montre des côtes petites, peu saillantes, à sommets arrondis. La cuticule est mince, l'épiderme papilleux. Les poils allongés, simples, sont en général nombreux, ainsi que les stomates. L'écorce est épaisse de six à sept assises cellulaires, elle contient dans chaque côte une petite colonne de fibres arrondie. Cette colonne fibreuse reste séparée de l'épiderme par trois à quatre assises de cellules ; toute l'écorce est chargée de chlorophylle.

Du côté interne les fibres sont, en général, nettement séparées de la stèle. L'endoderme est formé de cellules à parois minces, ayant la même forme et les mêmes dimensions que les autres cellules de l'écorce ; il est donc difficile à distinguer. Le péricycle forme un manchon presque continu de fibres semblables à celles qui sont dans l'écorce. Le bois est très vasculaire. Les cellules médullaires sont grandes, à parois minces bien lignifiées, sauf dans le voisinage immédiat du bois où elles restent longtemps cellulosiques.

La feuille s'insère entre deux côtes. Un large faisceau libéroligneux et son arc de péricycle fibreux se détachent au nœud même et forment la méristèle foliaire médiane, en outre les deux méristèles exclusivement fibreuses situées dans les côtes passent dans les bords du pétiole. La feuille reçoit donc, ici encore, une méristèle complète et deux méristèles incomplètes fibreuses.

(1) Voy. Briquet, *loc. cit.*, p. 72; 1894.

Ces deux méristèles incomplètes fibreuses sont en général, dans cette espèce, remplacées avant même d'être passées dans la feuille. Ce cas le plus fréquent n'est pas unique : ainsi, au contraire, dans le *Cytisus triflorus* L'Héritier (1), qui possède exactement la même structure que le *Cytisus æolicus* Guss., les deux méristèles de fibres passées à la feuille ne sont parfois remplacées qu'au nœud supérieur ; il s'ensuit que la coupe présente tantôt cinq côtes à méristèles fibreuses, tantôt trois côtes seulement.

La structure du *Cytisus tribracteolatus* Webb est voisine de celle du *Cytisus æolicus* Guss., seulement les feuilles, au lieu d'être alternes, sont opposées; les côtes, de ce chef, sont en nombre pair, et on en trouve quatre dans la circonstance. On peut remarquer, de plus, que l'endoderme est bien plus net que dans le *Cytisus æolicus* Guss. et que chaque paquet de fibres est divisé en deux méristèles disposées radialement dans chaque côte.

Si nous passons à l'examen d'une jeune tige de *Cytisus sessilifolius* L. (2), nous retrouvons une structure pentagonale, mais l'épiderme est glabre, la cuticule épaisse et, dans l'écorce des côtes, les méristèles fibreuses, arrondies, très grosses, ne sont séparées de l'épiderme que par une seule assise corticale incolore, tandis qu'elles touchent presque au péricycle vers l'intérieur.

La structure de ce Cytise rappelle celle du *Cytisus Sauzeanus* Burnat et Briquet qui, comme l'indiquent ces auteurs (3), diffère seulement parce que les paquets fibreux situés dans les côtes restent attenants par leur base au péricycle.

Quant à la tige du *Cytisus Ardoini* Fourn. (4), elle est semblable à celle du *Cytisus æolicus* Guss., mais les côtes, au nombre de huit, ont une forme différente. Elles sont larges, à tête aplatie, et resserrent entre elles des sillons profonds, étroits, élargis à la base, dont la coupe est en forme d'Ω, contenant de nombreux poils et des stomates.

(1) Voy. Briquet, *loc. cit.*, p. 72.
(2) Briquet, *loc. cit.*, p. 68.
(3) Briquet, *loc. cit.*, p. 71. Nous n'avons pas eu d'échantillon entre les mains.
(4) Briquet, *loc. cit.*, p. 70.

En somme, ici comme dans la section *Spartocytisus*, les types anatomiques sont hétérogènes, mais on trouve des termes de passage et les différences dans le nombre et la forme des méristèles fibreuses ne sont pas fondamentales; quant au mode d'insertion de la feuille, il est invariable.

Principaux types de morphologie externe.

Le *Cytisus sessilifolius* L. est le seul de cette section ayant comme inflorescence des grappes terminales non feuillées. Il peut atteindre près de 2 mètres, il est dressé et glabre. Ses rameaux, ascendants, striés, verts, sont très feuillés. Sur les rameaux stériles et dans les régions inférieures, les feuilles sont trifoliolées, pétiolées; sur les rameaux florifères, elles sont sessiles. Les folioles sont épaisses, un peu coriaces, glauques, glabres, de forme orbiculaire, apiculées. Les grappes sont courtes et peu fournies. Le pédicelle, égalant le calice, porte trois bractéoles ovées, appliquées contre le calice.

Fleur : calice glabre à deux lèvres courtes; labre obtus subentier, labiole un peu plus long, très courtement tridenté; corolle jaune; étendard glabre, ovale arrondi, plus long que la carène, dressé; ailes oblongues, obtuses; carène courbée, terminée en bec ascendant; stigmate droit un peu plus développé en avant.

La gousse, oblongue, aplatie, est un peu courbée sur sa base, glabre, et contient 7 à 8 graines noires strophiolées.

Le *Cytisus tribracteolatus* Webb se distingue du précédent par ses fleurs toutes latérales, en glomérules à l'aisselle des feuilles et par le calice dont le labre est courtement bilobé. Les lobes sont séparés par un sinus peu profond, n'atteignant pas la moitié de la longueur du labre déjà court, mais son existence est intéressante, car elle semble indiquer un passage à la forme du calice des Genêts et rapproche cette espèce des *Teline*. Mais le mode d'insertion de la feuille est bien typique, comme on le sait, des Cytises.

Les autres espèces d'*Eucytisus* ont leurs feuilles semblables toutes trifoliolées pétiolées.

C'est d'abord le *Cytisus triflorus* L'Hérit., arbuste de 1 à

2 mètres, à tige dressée, très rameuse. Les ramules, plus ou moins pubescents velus, sont étalés, allongés, pentagonaux, munis de longs poils blancs.

Les feuilles sont grandes avec un pétiole grêle et des folioles inégales, la médiane plus grande, de forme ovale, mucronées, velues ; elles n'ont pas de stipules. Les fleurs sont par une à trois à l'aisselle des feuilles supérieures. Leur pédicelle est long, velu, muni de deux bractéoles sétacées, caduques, appliquées contre le calice.

Fleur : Calice velu à lèvres divariquées ; labre bidenté, labiole tridenté ; corolle jaune ; étendard divisé, maculé de brun, long et étroit, plus court que la carène ; ailes oblongues cultriformes obtuses avec grande auricule en pointe mousse et large pleuridie ; carène, courbée, falciforme, se terminant en un bec aigu court ; stigmate extrorse.

La gousse brune, velue, tomenteuse, aplatie, étroite et longue, bosselée, contient six à huit graines.

[Feuille : foliole médiane 14×6, latérales 9×4 ; corolle : E. 18×9 ; A. 12+45 ; C. 17+6×5 ; gousse 35×5.]

Le *Cytisus Ardoini* Fournier diffère du précédent par le port : sa tige est couchée, les rameaux cannelés octogonaux sont décombants. Cet arbrisseau ne dépasse guère une quarantaine de centimètres. Les feuilles, longuement pétiolées, ont trois folioles égales petites et étroites. Les fleurs petites ont la carène peu courbée, obtuse, sans bec, égalant l'étendard. La gousse est assez courte.

[Foliole 7×3 ; fleurs : 12, gousse : 20.]

Le *Cytisus Sauzeanus* Burnat et Briquet, intermédiaire entre les deux précédents, doit être considéré, ainsi que le fait Rouy (1), comme une variété à rameaux pentagonaux du *Cytisus Ardoini* Four.

Le *Cytisus æolicus* Guss. est un arbrisseau élevé, à rameaux velus, à feuilles toutes semblables, grandes, alternes, pétiolées à trois folioles un peu inégales lancéolées ou elliptiques, coriaces, velues, tomenteuses en dessous.

Les fleurs latérales axillaires sont grandes et colorées, longuement pétiolées, groupées par une à trois.

(1) Rouy, dans Rouy et Foucaud, *loc. cit.*, 1897, p. 209.

Fleur : calice tomenteux, un peu urcéolé, à labre terminé en deux dents obtuses; labiole tridenté, caduc; étendard glabre, grand, ovale, un peu émarginé ; ailes oblongues, un peu falciformes ; carène falciforme, glabre, un peu aiguë mais sans bec ; stigmate capité.

La gousse oblongue, linéaire, obtuse, est très plate, luisante et glabre.

[Feuille : pétiole 10, folioles 30×12 ; fleur : pédicelle 10 à 15 ; calice : tube 5, labre 1,5 ; corolle : E. 15 + 5×14 ; A. 12 + 5×4 ; C. 10 + 5×6 ; gousse 50×8 à 10.]

Distribution géographique. — Le *Cytisus triflorus* L'Héritier est le plus répandu de la section des *Eucytisus* : on le rencontre en Grèce, en Turquie, en Italie continentale et insulaire, dans la France méridionale, en Espagne, au Maroc et en Algérie; le *Cytisus sessilifolius* L. est, lui aussi, commun dans la région méditerranéenne, et se trouve en Istrie, dans le Tyrol méridional, au sud de la France, en Espagne et en Algérie; les autres espèces de la section ont une aire moins étendue : le *Cytisus tribracteolatus* Webb, habite l'Espagne, le *Cytisus Ardoini* Fourn. est particulier au département des Alpes-Maritimes, sa forme *Sauzeanus* Burnat et Briquet, au Dauphiné; le *Cytisus æolicus* Guss. ne se trouve que dans les îles Eoliennes (Lipari).

CLASSIFICATION DES EUCYTISUS

A. Fleurs en grappes terminales non feuillées, sur la tige et les rameaux : Feuilles les unes sessiles, les autres pétiolées ; tige pentagonale à méristèles fibreuses très développées..... *C. sessilifolius* L.

B. Fleurs toutes latérales, à l'aisselle de feuilles :

α. Labre courtement bilobé ; feuilles les unes sessiles, les autres pétiolées ; tige quadrangulaire à deux méristèles fibreuses disposées radialement dans chaque côte.... *C. tribracteolatus* Webb.

β. Labre bidenté ou entier ; feuilles toutes pétiolées, semblables :

+ Légume velu laineux.

⊙ Tige dressée, grandes feuilles à foliole médiane dépassant les latérales ; carène un peu aiguë subrostrée, plus petite que l'étendard ; tige à trois à cinq côtes ; méristèles fibreuses peu développées..... *C. triflorus* L'Héritier.

⊙⊙ Tige couchée, petites feuilles à folioles

égales ; carène obtuse égalant l'étendard ; tige à huit côtes larges séparées par d'étroits sillons en Ω..... *C. Ardoini* Fourn.

× Tige pentagonale étoilée à ailes fibreuses péricycliques. Forme *Sauzeanus* Burnat et Briquet.

++ Légume glabre.

Feuilles grandes ; étendard plus grand que la carène ; tige à cinq côtes avec petites méristèles fibreuses..... *C. æolicus* Guss.

Spartocytisus Bentham.

La section *Spartocytisus* Bentham comprend des arbrisseaux dont les rameaux d'abord feuillés se dénudent rapidement et rappellent ceux des *Spartium*, d'où le nom de *Spartocytisus* que Webb (1) leur attribuait en les considérant comme un genre séparé.

Les fleurs, par une à trois, sont latérales à l'aisselle de feuilles qui sont uni ou trifoliolées. Le calice, court, large, campanulé, possède un labre bidenté et un labiole égal ou plus long, tridenté. Tantôt ce calice est persistant dans les *Cytisus multiflorus*, *C. acutangulus*, *C. purgans*, ailleurs il se sépare annulairement au-dessus de la base et la partie supérieure tombe.

La corolle, blanche ou jaune, possède un étendard large en général dressé et une carène recourbée un peu obtuse. Le style recourbé se termine par un stigmate droit ou légèrement extrorse. Le légume est allongé et aplati.

Types de morphologie interne.

Les *Spartocytisus* présentent des types de structure assez différents. La tige du *Cytisus filipes* Webb se présente sous l'aspect le plus simple : elle est pentagonale, étoilée. L'épiderme est revêtu d'une cuticule très épaisse comblant presque les cavités des cellules épidermiques. Les stomates, dont l'ostiole profondément enfoncée dans l'épiderme est entourée d'un bourrelet cuticulaire formant une espèce de puits, sont surtout localisés dans de larges sillons : on n'en trouve pas au sommet même des côtes, où la cuticule est particulièrement épaisse.

(1) Webb et Berthelot, *Phytographia canarienses*, III, IIe part., p. 49 ; 1848.

L'écorce est bien développée en dedans des sillons où les assises externes sont en palissades. La stèle envoie dans chaque côte une aile fibreuse élargie au sommet, très mince vers la base. Ces ailes sont plus ou moins attenantes au péricycle dont elles émanent, souvent elles sont coupées en un ou deux endroits, formant ainsi des méristèles incomplètes péricycliques entourées d'un endoderme amylacé non chlorophyllien. En dedans de chaque sillon, dans le péricycle, se trouve un autre arc épais fibreux.

Il y a dix faisceaux libéroligneux inégaux correspondant, les cinq plus larges aux sillons, les cinq petits aux côtes, réunis entre eux par des paquets de fibres.

La moelle est formée de grandes cellules polygonales à parois minces qui tardent plus ou moins à se lignifier dans le voisinage immédiat du bois et vers le centre de la tige.

Au nœud, la feuille s'insère sur une face, entre deux côtes : elle prend à la tige un seul faisceau libéroligneux et deux méristèles fibreuses.

Si nous passons à l'examen de la tige d'un *Cytisus acutangulus* Jaubert et Spach, nous trouvons encore cinq côtes arrondies séparées par de larges sillons, mais nous remarquons que l'axe médian des sillons a une tendance à faire saillie vers l'extérieur et que l'arc péricyclique situé en dessous est très épais. Cette forme intermédiaire nous conduit au *Cytisus purgans* Spach, qui possède huit à dix côtes arrondies égales, larges, séparées par d'étroits sillons. La cuticule est toujours très épaisse; l'épiderme porte dans les sillons de longs poils et des stomates. L'écorce est très développée avec sept à huit assises de cellules dans les sillons où elles sont alignées en palissades. Dans chaque côte, la stèle envoie une aile péricyclique fibreuse en forme de T dont le sommet est séparé de l'épiderme par une assise de cellules corticales incolores; la base de ces ailes, très grêle, est le plus souvent, mais pas toujours, séparée de la stèle. Le péricycle se transforme, en arcs fibreux petits; le manchon de bois est mince; la moelle volumineuse est moins lignifiée vers le centre qu'à la périphérie.

L'insertion de la feuille se fait sur une face, comme dans le *Cytisus filipes*.

Le *Cytisus multiflorus* Sweet a la structure du *Cytisus purgans* Spach avec les méristèles en général bien séparées de la stèle.

Le nombre de dix côtes, ou plutôt de dix méristèles fibreuses est dépassé dans la tige du *Cytisus supranubius* (L.) O. Kuntze. Dans cette espèce la tige est presque circulaire, les côtes sont peu saillantes et les bords de la coupe comme festonnés. La cuticule est forte, elle forme puits autour de l'ostiole des stomates profondément logés dans l'épiderme. L'écorce est très épaisse, disposée en palissades et très chargée de chlorophylle dans sa région externe, incolore et irrégulière dans la région interne. La stèle envoie, dans l'écorce, douze à treize ailes en forme de T ou d'éventail étroit, dont le sommet touche presque l'épiderme et dont la base, très amincie, est le plus souvent coupée par l'endoderme, transformant l'aile en méristèle. Le péricycle est fibreux ; une couche de bois mince entoure la moelle très volumineuse ; les gros éléments ont les parois minces et ne sont lignifiés que dans la région voisine du bois.

La feuille a le même mode d'insertion que dans les espèces précédentes.

Le périderme dans cette section se forme d'abord en dedans des sillons, sous l'épiderme : il arrondit la tige en comblant les sillons, puis il passe par-dessus les côtes et le liège forme alors un anneau complet.

Types de morphologie externe.

Un premier groupe de *Spartocytisus* est caractérisé par le calice se séparant annulairement au-dessus de la base, et rapidement caduc, comme le *Cytisus supranubius* O. Kuntze, dont les rameaux robustes, striés, pubescents dans les stries, sont d'un vert cendré et rappellent bien ceux du *Spartium*. Ils sont dénudés très rapidement, raides, très obtus, dressés, en général alternes, parfois pourtant fasciculés.

Les feuilles, très fugaces, ont un pétiole court, épais, et des folioles lancéolées, tomenteuses.

Les fleurs forment de longues grappes terminales et feuillées,

très lâches, elles naissent par petits fascicules de une à cinq à l'aisselle d'une feuille fugace, trifoliolée. Le pédicelle est muni au sommet d'une minuscule bractée appliquée contre le calice.

Fleur : calice pubescent, à deux lèvres bi et tridentées, rapidement coupé obliquement et perdant sa partie supérieure; pétales à onglets grêles et longs; étendard coudé redressé à mi-longueur, étroit, élargi au sommet, émarginé, glabre; ailes glabres oblongues-cultriformes, redressées, à très grande pleuridie tout le long du bord supérieur; carène très courbée, un peu aiguë, glabre sauf au bord postéro-inférieur; stigmate à longues papilles, capité.

La gousse oblongue, aiguë, étroite, un peu étranglée entre les graines, est compressée, aplatie, à marges un peu épaissies. Elle est noire, glabre, contenant une à cinq graines.

[Feuilles : 6 à 8×2; corolle : E. 9,5+2,5×5; A. 8+3×3; gousse 25×7 à 8.]

Le *Cytisus filipes* Webb a des rameaux verdâtres grêles, flexibles et légèrement infléchis; les feuilles, presque glabres, ont trois folioles petites, lancéolées-linéaires, portées par un long pétiole filiforme; elles sont très fugaces. Les fleurs sont petites; leur carène courbée est à peine aiguë.

Dans un autre groupe, les *Spartocytisus* ont le calice persistant. Parmi eux se trouve le *Cytisus multiflorus* Sweet (1), arbrisseau d'un mètre environ, à rameaux glauques, glabres, plus ou moins anguleux, grêles. Les feuilles à la base des rameaux sont trifoliolées et pétiolées; elles sont, vers le sommet, unifoliolées et sessiles. Le pétiole est grêle et velu, les folioles sont un peu coriaces, étroites, spatulées, obtuses, un peu mucronées.

Les fleurs à l'aisselle d'une bractée foliacée sont en grappes dressées, très longues, terminales. Elles ont : calice persistant à deux lèvres divariquées égales, velues à poils courts; labre très obtus, très courtement bidenté; labiole tridenté; corolle blanche;

(1) Le nom de *Cytisus multiflorus* est de 1827. Le nom de *Cytisus albus* qu'on donne le plus souvent à cette espèce est de Link, 1822, mais il existait déjà un Cytise de la section *Wiborgia* qui s'appelait *Cytisus albus* Haquet, 1790; c'est pourquoi l'on doit préférer le nom de *multiflorus*.

étendard ovale large et court; ailes étroites et longues, obtuses, égalant ou dépassant la carène; carène petite courbée, obtuse, un peu tronquée au sommet, glabre; stigmate papilleux infléchi en avant.

Le légume pubescent, plat, allongé, est obtus mucroné et contient quatre à cinq graines à strophioles petites.

Le *Cytisus acutangulus* Jaubert et Spach, forme de petits buissons bas très rameux, dont les rameaux sont gros, rigides et courts, striés, pubescents dans les sillons. Les feuilles trifoliolées, sessiles sont velues, soyeuses, très fugaces. La foliole médiane dépasse un peu les latérales qui sont spatulées, obtuses. Les fleurs, à pédicelle court ou nul, forment de longues grappes, feuillées. Les fleurs, blanches, de 8 à 9 millimètres, diffèrent de celles du *Cytisus multiflorus* Sweet, par les ailes qui sont plus courtes que la carène, laquelle est elle-même plus aiguë et courbée.

Le *Cytisus purgans* (L.) Bentham est un sous-arbrisseau bas, très rameux, très touffu. Les rameaux rigides, striés, terminés en pointe mousse, épais, perdent rapidement leurs feuilles. Celles-ci, spatulées ou lancéolées-linéaires, sont sessiles, unifoliolées, glabres en dessus, velues, pubescentes en dessous, sans stipules. Les fleurs, assez petites, odorantes, axillaires, solitaires, forment de courtes grappes lâches, feuillées, mais dont les feuilles tombent rapidement.

Fleur : pédicelle long, velu, bibractéolé ; calice soyeux rappelant par sa forme celui des Cytises de la section *Sarothamnus*; étendard glabre, arrondi, émarginé, dépassant un peu la carène; ailes oblongues très obtuses, élargies au sommet, à nectaires et à pleuridies ; carène subfalciforme, glabre sauf à la marge postéro-inférieure : le style, long et effilé, porte un stigmate petit et droit, il n'est pas circiné comme chez les *Sarothamnus*.

La gousse, couverte de poils rares et longs, laineux, est oblongue, linéaire ou déformée, aplatie, coriace, munie, à la base, du calice persistant.

Distribution géographique. — Sauf le *Cytisus acutangulus* Jaub. et Spach qui habite l'Asie Mineure, les *Spartocytisus* sont particuliers à la région méditerranéenne occidentale : le *Cytisus purgans* Spach, le plus répandu se rencontre en Algérie, au

Maroc, en Espagne et Portugal et jusque dans la France méridionale et centrale; le *Cytisus multiflorus* Sweet habite l'Espagne, le *Cytisus supranubius* O. Kuntze et le *Cytisus filipes* Webb, les îles Canaries.

CLASSIFICATION DES SPARTOCYTISUS

A. Calice se séparant annulairement à la base, rapidement caduc.
- α. Rameaux très robustes, dressés, cendrés; pétiole court; folioles lancéolées, densément tomenteuses; carène très falciforme un peu aiguë; en coupe, tige épaisse à nombreuses côtes en festons, rappelant celle des *Spartium* ..... *C. supranubius* O. Kuntze.
- β. Rameaux ténus flexibles, infléchis, verdâtres; pétiole long, filiforme; folioles linéaires-lancéolées presque glabres; carène courbée un peu obtuse; tige pentagonale ..... *C. filipes* Webb.

B. Calice persistant.
- *a.* Corolle blanche.
  - α. Arbrisseau d'un mètre, glabre; ailes égalant ou dépassant la carène; grappes très longues multiflores; dix côtes larges séparées par des sillons étroits ..... *C. multiflorus* Sweet.
  - β. Sous-arbrisseau bas, buissonneux; pubescence appliquée sur les rameaux gros, rigides, courts; ailes plus petites que la carène; tige à coupe en étoile pentagonale ..... *C. acutangulus* Jaub. et Spach.
- *b.* Corolle jaune à odeur de vanille.
  - α. Sous-arbrisseau à gros rameaux rigides; feuilles simples sessiles; grappes lâches courtes; tige à dix côtes séparées par des sillons étroits ..... *C. purgans* Sp.

Lembotropis Bentham et Hooker.

Les *Lembotropis* Bentham et Hooker sont des arbrisseaux inermes, à rameaux dressés portant des feuilles pétiolées, trifoliolées et couvertes, au moins dans la jeunesse, de poils particuliers, exceptionnels chez les Cytises, bifurqués, à deux bras symétriques.

Les fleurs sont disposées en longues grappes droites, terminales, non feuillées ou bien sont latérales, à l'aisselle des feuilles : elles ont leur calice court, à lèvres courtes, divariquées, terminées par deux ou trois petites dents aiguës. La carène est très recourbée : son extrémité étroite, assez aiguë, se

redresse en rostre ou en proue de navire, ce qui a valu son nom à la section.

Le légume est allongé, étroit, comprimé ; il contient cinq à sept graines à strophioles très petits et quelquefois même absents (1).

Types de morphologie interne.

La tige du *Cytisus nigricans* L. (2) présente, avec des contours un peu irréguliers, cinq côtes peu saillantes. L'épiderme simple est revêtu d'une cuticule mince d'épaisseur constante. Il porte des poils courts, bifurqués à leur extrémité, et de nombreux stomates. L'écorce est mince : elle contient dans chaque côte un faisceau de fibres péricycliques arrondies, séparé de l'épiderme par deux à trois assises de cellules corticales et entouré complètement d'un endoderme amylacé net.

La stèle volumineuse, à moelle très développée, est entourée d'un chapelet d'arcs de fibres interrompu çà et là, provenant de la différenciation du péricycle. Le bois, peu épais, est très vasculaire. Les cellules de la moelle, lignifiées, gardent des parois minces.

La feuille s'insère entre deux côtes. Elle reçoit un large faisceau libéroligneux ; en même temps les deux méristèles incomplètes voisines se divisent, une portion reste dans la tige, l'autre se fragmente et renforce la base du pétiole.

C'est encore la même structure tant pour la tige que pour l'insertion de la feuille que l'on retrouve dans le *Cytisus glabrescens* Sartor, mais le nombre des côtes à méristèles fibreuses n'est pas absolument constant : tantôt on trouve seulement trois côtes, tandis que d'autres échantillons en présentent cinq. Dans chacune de ces côtes les méristèles fibreuses sont en général peu développées, formant un petit paquet fibreux à coupe triangulaire ou arrondie, situé à quelque distance sous l'épiderme, mais très éloigné de la stèle.

(1) Cette particularité de la graine fait ranger par Briquet (*loc. cit.*, p. 121 les *Lembotropis* parmi les *Genêts*, mais la forme de la fleur, du calice, et même le port s'ajoutent aux caractères anatomiques pour confirmer l'opinion de Bentham (*loc. cit.*, p. 686) qui les place parmi les Cytises.

(2) Voy. Van Tieghem, *loc. cit.* (Journ. de Bot., p. 191, 1905).

Types de morphologie externe.

Le *Cytisus nigricans* L. est un arbrisseau élevé à tiges cylindriques grêles, brunes, très rameuses. Les ramules sont pubescents, soyeux, striés, les vieux rameaux sont lisses et noirs en herbier. Les feuilles persistantes sont toutes trifoliolées et pétiolées. Le pétiole est long et grêle, pubescent, les folioles elliptiques lancéolées, d'un vert sombre. Les fleurs forment de longues grappes multiflores, terminales, dressées, non feuillées Le pédicelle filiforme, plus long que le calice, porte au sommet une bractéole linéaire appliquée contre celui-ci.

Fleur jaune : calice court, pubescent, à deux lèvres divariquées, la supérieure aiguë et bidentée, un peu plus courte que l'inférieure, tridentée ; étendard glabre, large, ovale, égalant la carène ; ailes fixées par un onglet très étroit, s'élargissant brusquement en un limbe oblong large, formant une auricule aiguë à la partie supérieure où se trouve une pleuridie ; carène très courbée, à bords soudés formant une courbe régulière très prononcée ; bords libres d'abord droits puis brusquement incurvés en un bec aigu, presque en rostre ; stigmate globuleux extrorse.

La gousse brune, poilue [quelquefois très soyeuse dans la variété *mediterraneus* (*C. mediterraneus* Pantocz.)], est oblongue-linéaire et contient 7 à 8 graines non strophiolées.

[Feuille : pétiole 10 à 20, foliole, 10 à 25 × 5 à 10 ; fleurs : calice : tube 1,5, lèvre supérieure 1,5, inférieure 2 ; corolle : E. 10 × 10 ; A. 5 + 4 × 4 ; C. 10 × 5 ; gousse 50 × 25.]

De cette espèce on peut rapprocher, malgré son mode d'inflorescence, le *Cytisus glabrescens* Sartor. Il rappelle, par son port, certains *Eucytisus*, comme le *Cytisus triflorus* L'Hérit. par exemple, mais la carène est très aiguë, subrostrée, comme chez le *Cytisus nigricans* L. et comme chez ce dernier les graines ont un strophiole rudimentaire ou nul.

Les fleurs, longuement pédonculées, sont latérales à l'aisselle des feuilles supérieures.

Répartition géographique. — Le *Cytisus nigricans* L. habite toute la région méridionale de l'Europe moyenne et le *Cytisus glabrescens* Sartor., la Lombardie et le midi de la Suisse.

CLASSIFICATION

A. Fleurs en longues grappes non feuillées..... *C. nigricans* L.
Variété naine et très soyeuse... *C. mediterraneus* Pantocz.
B. Fleurs latérales à l'aisselle des feuilles supérieures..... *C. glabrescens* Sartor.

Chronanthus de Candolle.

La section des *Chronanthus* de de Candolle ne contient que deux espèces ne différant guère entre elles que par la forme du calice. Ce sont des sous-arbrisseaux à rameaux anguleux, dénudés dans la vieillesse, portant des feuilles trifoliolées lorsqu'ils sont jeunes. Les fleurs sont groupées en capitules terminaux plus ou moins entourés d'un involucre de feuilles. Le calice court campanulé est brièvement bilabié avec le labre bidenté (*C. Fontanesii*) ou, ce qui marque un passage vers les Genêts, assez profondément divisé jusqu'à la moitié de sa longueur en deux lobes aigus (*C. orientalis*). Le labiole est tridenté. La carène est genistoïde, presque droite ; elle contient les organes reproducteurs. Le style s'allonge, se recourbe au sommet sans s'enrouler, et se termine par un petit stigmate un peu oblique ou presque capité. La gousse est courte, plate, ovale ou rhombique, amincie à la base, oligosperme. Le calice et la carène marcescents restent longtemps attachés au sommet du fruit, ce qui a valu à la section son nom de « fleurs qui durent ».

Types de morphologie interne.

La coupe de la tige a dans les deux espèces, *Cytisus orientalis* Loisel. et *Cytisus Fontanesii* Spach, la forme d'une étoile à quatre ou cinq branches, quelquefois très étroites. La cuticule est en général assez mince et les contours des côtes, un peu irréguliers. L'épiderme porte plus ou moins de poils raides ; il est pourvu de nombreux stomates. L'écorce est mince, riche en chlorophylle dans ses assises les plus voisines des sillons. La stèle est volumineuse : la couche vasculaire libéroligneuse est mince, mais la moelle est très développée. Le péricycle est très fibreux et envoie dans chaque côte une aile de

fibres amincie dans sa région moyenne, quelquefois même coupée en deux tronçons dont l'extérieur plus gros n'est séparé que par une mince assise incolore de l'épiderme, tandis que l'autre reste le plus souvent attenant au péricycle. Les vaisseaux du bois sont larges, séparés entre eux par des paquets de fibres. La moelle est bien lignifiée, sauf au voisinage même des vaisseaux du bois où elle reste longtemps cellulosique.

Au nœud, la feuille est du type Cytise : elle s'insère sur une face de la tige et reçoit une méristèle complète et deux méristèles latérales exclusivement fibreuses ; rapidement, dans le pétiole, l'unique faisceau libéroligneux se divise et donne de chaque côté des méristèles destinées aux folioles latérales.

Le périderme se constitue en dehors des méristèles fibreuses, dans l'épiderme.

Types de morphologie externe.

Le *Cytisus orientalis* Loisel. (1) est un arbrisseau inerme à tige dressée, grêle, brun clair, très rameuse, à rameaux anguleux et feuillés. Les feuilles sont grandes, trifoliolées, glauques, courtement pétiolées. Le pétiole, petit, est velu et aplati ; les folioles sont longues et étroites, oblongues-linéaires, aiguës aux deux extrémités. Au haut des rameaux dressés et feuillés, de grandes et belles fleurs forment, par cinq à six, des ombelles terminales. Une bractée étroite et longue, lancéolée-linéaire, velue, est insérée sous le calice qu'elle dépasse. Fleur : calice velu à labre divisé en deux lobes aigus courts et à labiole tridenté ; longue corolle jaune ; bel étendard à onglet un peu concrescent avec le tube staminal, ovale ; ailes oblongues linéaires obtuses ; carène peu courbée, obtuse, tronquée ; stigmate globuleux introrse.

La gousse, enveloppée à la base des restes marcescents du périanthe, est glabre, oblongue ou ovale, un peu aiguë, mucronée.

[Feuilles : pétiole 5 à 10, foliole 15 à 20 × 3 à 4 ; fleurs : calice, tube 4, lèvres 4, lobe du labre 1,8 ; corolle : E. 20 × 12 ; A. 20 × 6 ; C. 21 × 8 ; gousse 20 × 7 à 8.]

(1) *Genista liparioides* de Boissier.

Le *Cytisus Fontanesii* Spach est un sous-arbrisseau à tige dressée portant de petites feuilles seulement sur les jeunes rameaux pentagonaux. Ces feuilles sont pétiolées, sans stipules à trois folioles duvetées linéaires-lancéolées, plus longues que les entre-nœuds. Les fleurs en capitules ont un pédicelle court, velu, portant deux bractéoles filiformes très courtes. Leur calice velu est court, muni de deux lèvres obtuses, divariquées, bi et tridentées. La corolle est glabre, sauf la carène à la marge inférieure. La gousse est glabre et luisante, ovale ou rhomboïdale, obtuse oligosperme.

[Feuille : pétiole 3 à 5, foliole 7×1 ; calice, tube 2,5, lèvres 3 ; corolle : E. $12 + 2,5 \overline{\times} 10$; A. $12,5 + 2,5 \times 4$; C. $12,5 + 3 \times 5$; gousse 15×7.]

Distribution géographique. — On rencontre le *Cytisus orientalis* Loisel. en Asie Mineure, le *Cytisus Fontanesii* Spach en Afrique septentrionale et en Espagne.

Wiborgia (Mœnch) Briquet.

La section *Wiborgia*, genre de Mœnch, correspond à la section *Tubocytisus* de de Candolle, elle comprend des arbrisseaux inermes ou épineux, à feuilles trifoliolées, à inflorescences variées, mais dont les fleurs jaunes, blanches ou pourpres sont bien caractérisées par un calice long, tubuleux, courtement bilabié, à labre brièvement bilobé et labiole tridenté ou entier. L'étendard est dressé, la carène falciforme ; le style filiforme aminci, recourbé mais non enroulé, se termine par un stigmate droit ou presque droit. La gousse linéaire, longue et étroite, est polysperme.

Types de morphologie interne.

Les structures comparées des divers types de cette section sont intéressantes, car elles offrent tous les passages entre les Cytises possédant de fortes méristèles fibreuses dans l'écorce et les espèces qui en sont tout à fait dépourvues. Mais, quelle que soit la constitution de l'entre-nœud, la feuille s'insère sur une face de la tige : elle prend à la stèle une méristèle complète, détachée

au nœud, et aux deux côtes voisines des méristèles fibreuses si elles existent. Le périderme se forme toujours dans l'épiderme.

Examinons d'abord le *Cytisus purpureus* Scop. (1) dont la structure est peu variable. La coupe de la tige, dans un entre-nœud, est presque circulaire. Elle possède trois côtes peu saillantes contenant chacune dans leur écorce, à deux ou trois rangs de l'épiderme, un gros faisceau de fibres. Ce faisceau est entouré de toutes parts d'un endoderme peu distinct dont les cellules sont identiques aux autres cellules de l'écorce et contiennent seulement plus d'amidon. L'épiderme possède une cuticule un peu plus épaisse sur les côtes ; il porte des stomates mais pas de poils. L'écorce est formée de cinq à six assises de cellules arrondies dont les plus externes sont pourvues de chlorophylle, les plus internes incolores. La stèle est cylindrique. Le péricycle forme un chapelet d'arcs irréguliers fibreux autour du liber. Le bois jeune est très vasculaire et a des fibres ligneuses peu abondantes. La moelle, peu développée, est constituée par de grandes cellules à parois minces mais lignifiées.

Dans les *Cytisus hirsutus* et *C. supinus* de Linné on trouve trois ou cinq petites côtes, mais ces espèces avec leurs nombreuses variétés offrent des différences quelquefois assez considérables dans la constitution et l'agencement des fibres dans l'écorce. Dans le jeune âge, la coupe est toujours un peu pentagonale ou triangulaire, mais ensuite les contours s'arrondissent et les côtes sont très peu saillantes ou nulles.

L'épiderme est revêtu d'une cuticule mince, souvent il est papilleux. L'écorce, épaisse, ne contient pas toujours des méristèles et suivant les cas, quelquefois même dans une seule variété, l'on rencontre tantôt de grosses méristèles fibreuses, tantôt une structure normale sans enclave dans l'écorce. Pourtant on peut dire que presque toujours les *Cytisus proliferus* L. et *purpureus* Scopol. sont munis de méristèles considérables ; les espèces épineuses comme les *Cytisus albidus* DC., *C. creticus* Boiss., *C. subspinescens* Briquet, en possèdent aussi le plus souvent, tandis que

1) Le *Laburnum Adami*, hybride du *Cytisus purpureus* et du *Laburnum vulgare*, présente, d'après Laubert (*Anatomische und morphologische Studien*... Beihefte z. botanisch. Centralblatt, p. 144, X, 1901), plus de rapports tant anatomiques que morphologiques avec les *Laburnum* qu'avec les *Cytisus*, et, pour ce, mérite de faire partie des *Laburnum*.

les fibres sont très réduites ou nulles dans l'écorce des *Cytisus hirsutus* L. et *C. supinus* L. (1). Mais toutes ces différences sont peu considérables car elles intéressent des éléments assez variables et sous la dépendance directe du milieu (2), on peut donc les considérer comme des variations individuelles.

Principaux types de morphologie externe.

Dans cette section se trouvent réunies des espèces variées très nombreuses, étudiées en détail par Kerner (3). Dans sa monographie, cet auteur multiplie les espèces qu'il examine avec beaucoup de soin, et dont il donne même un arbre généalogique complet. Mais, si ces espèces forment des séries bien distinctes entre elles, et si les extrêmes d'une même série sont parfaitement distincts, il n'en est pas de même des intermédiaires qu'il est très difficile de circonscrire et dont nous ne retiendrons qu'un petit nombre.

Examinons d'abord le *Cytisus subspinescens* Briquet. C'est un petit arbrisseau très rameux dont les rameaux ligneux se terminent en piquants effilés. Les jeunes pousses sont soyeuses et grêles, elles portent des feuilles longuement pétiolées, trifoliolées, sans stipules. Les folioles sont oblongues, un peu aiguës, non mucronées, égales, couvertes sur les deux faces d'une pubescence plus ou moins dense suivant les variétés. Les fleurs sont isolées; elles naissent latéralement à la base des longues épines, au milieu d'un fascicule de feuilles et sont portées par un pédicelle long et soyeux. La fleur comprend : calice velu soyeux à long tube, terminé par deux lèvres inégales, la supérieure plus longue; labre à deux lobes obtus divergents, courts et obliques; labiole triangulaire aigu; corolle jaune pâle, longue, à pétales portés par des onglets longs et grêles non

(1) Dans le *Cytisus hirsutus* L. les sous-espèces : *ratisbonensis*, *elongatus*, *hirsutus* ont souvent des fibres corticales, les sous-espèces *pumilus* et *ciliatus* en sont presque toujours dépourvues; de même dans le *C. supinus* L. Les sous-espèces *albus*, *supinus*, *eriocarpus*, *smyrnæus*, *Tmolæus* sont fibreuses, tandis que *austriacus* et *Nœanus* ne le sont pas.

(2) Voy. Lhotelier.

(3) Kerner, *Die Abhängigkeit der Pflanze von Klima und Boden*, *Tubocytisus* (Festschrift zu Ehren der 43. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Insbruck, 1869).

concrescents avec le tube staminal ; étendard glabre s'élargissant progressivement en un limbe arrondi, large, émarginé ; ailes glabres oblongues, obtuses un peu atténuées au sommet qui est émarginé et un peu sinueux ; auricule arrondie ; pleuridie ; carène glabre sauf dans la région de la marge inférieure, oblique, un peu aiguë au sommet, à auricules arrondies et à nectaires ; style court, stigmate extrorse.

La gousse est très soyeuse, étroite, courbe, oblongue, un peu aiguë, épaisse, munie sur la moitié de la longueur des restes du calice persistant sur le fruit mûr.

[Feuille : pétiole 6-10, foliole 8×4 ; calice : tube 9, labre 6, lobes 1 ; corolle : étendard 25×12 ; A. 11+10 4 ; C. 8+10×4 ; gousse 18×4.]

Le *Cytisus albidus* DC. a de longs rameaux droits blancs et soyeux, effilés et peu épineux au sommet.

Les feuilles sont grandes, trifoliolées, à pétiole court et couvert de poils ras et folioles oblongues ou ovées soyeuses sur les deux faces. La foliole médiane est plus développée que les latérales. Les fleurs sont disposées comme celle de l'espèce qui précède, mais elles sont courtes.

[Feuille : pétiole 5 à 15, folioles 12×4 et 17×5 ; calice : tube 6, labre 5 ; corolle : E. 17×8 à 9 ; A. 6+11 à 12×3 ; C. 5+8 à 9×3 ; gousse 25×6.]

Le *Cytisus creticus* Boiss. et Held. est un arbrisseau bas à tige et rameaux trapus, grisâtres luisants, courbés, ascendants à piquants durs et effilés.

Ces piquants sont souvent simples, parfois ramifiés. Ils sont feuillés dans la région du sommet des branches. Vers la base ils ont perdu leurs feuilles qui ont laissé sur la tige des traces épaissies en petits tubercules.

Les feuilles sont brièvement pétiolées, elles sont presque sessiles au sommet des épines. Leurs trois folioles sont petites, oblongues, un peu coriaces, glabres sur la face supérieure, soyeuses inférieurement. Les fleurs sont toutes petites, avec un calice soyeux et une corolle glabre.

[Feuille : pétiole 1 à 3 ; folioles 3×1,5 ; tube 4, lèvres 3 ; corolle : E. 12×7 ; A. 9+4×3,5 ; C. 7+5×3 ; gousse 15×3.]

Le *Cytisus proliferus* L. est un grand arbuste à rameaux inermes, pubescents, robustes et feuillés. Les feuilles sont trifoliolées, pétiolées. Les folioles sont oblongues allongées, quelquefois très aiguës, d'abord soyeuses de part et d'autre, puis perdant les poils de la face supérieure. Les fleurs sont blanches, d'une vingtaine de millimètres, groupées à l'aisselle de feuilles, en fascicules au sommet de jeunes rameaux. Le pédicelle, le calice, l'étendard et la carène sont soyeux, un peu variables suivant les formes de cette espèce.

[Feuilles : pétiole 10, foliole 20×4 à 40×10; calice 10 à 15 ; corolle 20 ; gousse 40×10.]

Le *Cytisus purpureus* Scop. est moins élevé, quelquefois il reste bas. Les rameaux sont de couleur sombre, très glabres. Les fleurs, d'une vingtaine de millimètres, sont entièrement glabres et rouges.

Les fleurs sont blanches et velues chez le *Cytisus hirsutus* L., arbrisseau souvent bas ou nain à rameaux plus ou moins velus. Les feuilles pétiolées ont leurs 3 folioles ovales, obtuses, velues ou glabres. Le légume peut présenter de nombreuses modifications suivant les variétés.

Un grand nombre d'espèces, souvent très différentes d'aspect, qui sont les termes extrêmes d'une même série, se groupent autour de ce Cytise et ont été considérées par Briquet (1), comme des sous-espèces.

Ce sont les *Cytisus ratisbonensis* Schœff., *C. biflorus* l'Hérit., *C. glaber* L., *C. elongatus* Waldst et Kit., *C. leiocarpus* Kern., *C. pumilus* de Not., *C. ciliatus* Wahlb., *C. ponticus* Griseb., *C. Haynaldi* Simonk., *C. hirsutissimus* Boiss., etc.

Le *Cytisus supinus* L. se distingue de l'espèce précédente surtout par ses inflorescences à fleurs blanches ou jaunes, en capitules au sommet des rameaux feuillés de l'année.

Les feuilles sont plus ou moins velues et la gousse toujours couverte de longs poils quelquefois très denses.

Dans cette espèce Briquet (1) réunit les *Cytisus albus* Haquet, *C. leucanthus* Walds et Kit., *C. microphyllus* Boiss., *C. Rochelii*, *C. austriacus* Kern., *C. Heuffelii* Wierzb., *C. pygmæus* Willd.,

(1) Briquet, *loc. cit.*, p. 166 et 173.

C. virescens Boiss., *C. drepanolobus* Boiss., *C. lasiosemius* Boiss., *C. eriocarpus* Boiss., *C. absinthioides* Janka, *C. smyrnæus* Boiss., *C. tmolæus* Boiss., *C. Nœanus* Reichb.

Répartition géographique.

Les espèces de la section *Wiborgia* sont répandues en Europe, surtout dans la région centrale et méridionale, et en Asie Mineure.

CLASSIFICATION DES *WIBORGIA*

I. Fleurs toujours latérales, jamais de fleurs terminales (= S.-section *Diaxulon* Briquet).

a. Arbrisseaux spinescents; certains rameaux rigides, épais, ligneux, terminés en pointe.

+ Épines, longues, divariquées, très droites, soyeuses, blanches ; feuilles grandes, oblongues, soyeuses de part et d'autre ; pétiole court ; fleurs petites de 15 millimètres, à calice soyeux ..... *C. albidus* DC.

++ Épines glabrescentes, brunes, courbées ; feuilles brièvement pétiolées à folioles très petites obovées-oblongues, glabrescentes en dessus, soyeuses en dessous ; calice soyeux ; fleurs petites d'environ 12 millimètres ..... *C. creticus* Boiss. et Heldr.

+++ Arbrisseau petit, très rameux ; épines droites ; feuilles à folioles obovées et pétiole long ; fleurs longues de 25 à 35 millimètres, à calice velu ..... *C. subspinescen.* Briquet.

b. Arbrisseaux inermes.

+ Arbuste élevé ou arbre à rameaux robustes pubescents ; fleurs blanches d'environ 20 millimètres ; ramules, feuilles, pédicelles, calice et même étendard et carène velus soyeux ..... *C. proliferus* L.

++ Arbrisseau médiocre ou bas.

⊙ Fleurs rouges de 20^{mm} ; espèce très glabre .. *C. purpureus* Sc.

⊙⊙ Fleurs jaunes, le plus souvent velues ou hirsutes ..... *C. hirsutus* L.

II. Fleurs estivales toujours rapprochées en capitules au sommet des rameaux feuillés ; parfois fleurs latérales sur les rameaux (S.-section *Aulonix* Briquet).

Arbrisseau médiocre ou bas à fruit velu ..... *C. supinus* L.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

En résumé, en nous basant à la fois sur les caractères tirés de la morphologie externe et de la morphologie interne, nous pou-

vous donner, dans les tableaux suivants, la division en sections des *Genista* et *Cytisus*.

Ceci n'est qu'un exemple qui pourrait être étendu à d'autres genres ; mais cela nous aurait entraîné trop loin :

DIVISION EN SECTIONS DU GENRE *GENISTA*

A. La feuille prend à la stèle trois méristèles complètes.

Sous-genre I. Calice tubuleux ; stèle ailée par le péricycle ; poche gemmaire ..... *Petteria*.

Sous-genre II. Calice campanulé ; stèle ailée avec ou sans méristèles complètes ; pas de poche gemmaire.

I. *Sténocarpées*. Légume oblong, allongé, quelquefois très étroit, beaucoup plus long que le calice, s'ouvrant en deux valves ; nombreuses graines.

a. La méristèle médiane foliaire se détache de la stèle au niveau de l'insertion de la feuille ; les deux méristèles foliaires latérales se détachent de la stèle bien au-dessous du niveau d'insertion de la feuille et suivent un parcours long dans l'écorce ; il y a des méristèles complètes corticales dans l'entre-nœud.

α. La feuille s'insère entre deux côtes, sur une face de la tige, ou en face d'une côte moitié moins développée que les deux latérales.

+ Trois à cinq côtes principales avec méristèles complètes ; arbrisseaux inermes à rameaux alternes ; feuilles alternes persistant jusqu'à l'automne.

○ Graines strophiolées ; feuilles 3-foliolées pétiolées, sauf les supérieures quelquefois unifoliolées ; calice persistant..... *Teline*.

○○ Graines sans strophiole.

Feuilles sessiles unifoliolées, calice non membraneux caduc. *Genistoides*.

Feuilles sessiles 3-foliolées, calice membraneux persistant.. *Gonocytisus*.

++ Deux côtes opposées très allongées, aplaties en ruban, contenant, alignées suivant un rayon, deux ou plusieurs méristèles complètes ; arbrisseaux inermes, rameaux alternes ; phyllodes ou feuilles sessiles 1-foliolées, persistantes ; calice et corolle persistants ; graines avec ou sans strophiole..... *Genistella*.

β. La feuille s'insère en face d'une côte, elle est formée par trois côtes voisines égales, fournissant chacune une méristèle complète.

+ Les côtes sont étroites ou étranglées à la base, séparées par des sillons larges ou au moins élargis au fond; graines sans strophiole.
○ Arbrisseaux épineux, à rameaux alternes; épines feuillées axillaires; feuilles persistantes à deux stipules aiguës; calice et corolle caducs. *Scorpioides.*
○○ Arbrisseaux inermes, à rameaux alternes; feuilles persistantes non stipulées; calice et corolle persistants..... *Spartioides.*
++ Les côtes sont larges, aplaties au sommet, séparées par des sillons étroits, réduits à une fente profonde.
○ Arbrisseaux à rameaux alternes, épineux au sommet, sans épines latérales; feuilles alternes ou fasciculées, sessiles, uni ou 3-foliolées; fleurs latérales; calice et corolle persistants.... *Erinacoides.*
○○ Sous-arbrisseau à rameaux alternes, inermes; feuilles alternes ou fasciculées, 1-foliolées, sessiles, persistantes; calice et corolle caducs..... *Chamæspartum.*
γ. La feuille s'insère sur une face de la tige, il n'y a pas de côtes différenciées; la tige offre une structure spéciale avec exoderme; arbrisseau inerme à feuilles unifoliolées, alternes, très fugaces; calice persistant campanulé à cinq dents presque égales..... *Spartidium.*
b. Les trois méristèles foliaires se détachent de la stèle au niveau de l'insertion de la feuille; il n'y a pas de méristèles corticales dans l'entre-nœud; la feuille s'insère en face d'une côte, elle reçoit trois côtes égales, fournissant chacune une méristèle complète.
+ Côtes étroites ou étranglées à la base, sillons larges ou du moins élargis au fond.
○ Arbrisseaux épineux..... *Scorpioides.*
○○ Arbrisseaux inermes..... *Spartioides.*
++ Côtes larges séparées par des sillons étroits.. *Erinacoides.*
II. *Sphærocarpées.* Légume presque sphérique ou ovale, charnu, coriace, peu ou pas déhiscent; quelques graines, sans strophiole.
a. Stèle ailée par le péricycle, pas de méristèles complètes dans l'écorce.
○ Côtes larges, sillons étroits..... *Retama*
○○ Côtes étroites, sillons larges..... *Bœlia.*
III. *Brachycarpées.* Légume court, ovale, plus ou moins aplati, muni d'un bec aigu, s'ouvrant par deux valves; une ou deux graines (sauf quelques espèces de *Lasio-*

spartum dont le fruit est allongé, à cinq ou six graines); pas de strophioles.

a. Les trois méristèles foliaires se détachent de la stèle au niveau d'insertion de la feuille; il n'y a pas de méristèles complètes dans l'écorce de l'entre-nœud; la feuille s'insère en face d'une côte, elle reçoit trois côtes égales, fournissant chacune une méristèle complète.

+ Feuilles opposées ou les unes opposées, les autres alternes, sessiles, le plus souvent 3-foliolées.

Arbrisseaux épineux ..... *Echinospartum.*
Arbrisseaux inermes..... *Asterospartum.*

++ Feuilles alternes, sessiles, 3 ou 1-foliolées très caduques; arbrisseaux inermes.

Fleurs en grappes..... *Retamospartum.*
Fleurs en capitules..... *Lasiospartum.*

b. La méristèle foliaire médiane se détache de la stèle au niveau de l'insertion de la feuille; les deux méristèles foliaires latérales se détachent de la stèle au-dessous du niveau d'insertion de la feuille; il y a des méristèles complètes dans l'entre-nœud.

Arbrisseaux épineux..... *Echinospartum.*
Arbrisseaux inermes..... *Asterospartum.*

B. La feuille prend a la stèle une seule méristèle complète. (La méristèle se détache toujours au niveau d'insertion de la feuille; il n'y a jamais de méristèles complètes dans l'entre-nœud.)

Sous-genre III. La stèle est ailée par le péricycle; la feuille s'insère en face d'une côte : elle reçoit le faisceau libéroligneux coiffé de l'aile péricyclique correspondant à cette côte.

Arbrisseaux épineux :

α. Fruit court..... *Voglera.*
β. Fruit long..... *Phyllospartum.*

DIVISION DU GENRE *CYTISUS* EN SECTIONS

La feuille prend a la tige une méristèle complète et deux méristèles exclusivement fibreuses.

Sous-genre I. Calice campanulé; stèle ailée par le péricycle ou à méristèles incomplètes fibreuses; tige en étoile, ou avec ailes larges, nombreuses, séparées par d'étroits sillons.

La feuille s'insère entre deux côtes; sa méristèle médiane correspond dans la tige à un sillon, les méristèles fibreuses à deux côtes.

A. Carène vite pendante; style enroulé sur lui-même, stigmate droit..... *Sarothamnus.*

B. Carène restant dressée et contenant les étamines; style recourbé, jamais enroulé; stigmate en général oblique :

α. Fleurs latérales ou en grappes.

+ Graines nettement strophiolées.

○ Feuilles persistantes unifoliolées; carène courbée sans bec..... *Corothamnus.*

○○ Feuilles persistantes trifoliolées; carène courbée à bec obtus..... *Eucytisus.*
○○○ Feuilles très fugaces; rameaux dénudés comme ceux de *Spartium*; carène peu courbée obtuse..... *Spartocytisus.*
++ Graines à strophioles rudimentaires ou nuls : Feuilles persistantes; carène très courbée, à bec aigu..... *Lembotropis.*
β. Fleurs en capitules terminant les rameaux; feuilles 3-foliées; carène droite obtuse..... *Chronanthus.*
Sous-genre II. Calice tubuleux long; méristèles fibreuses de la tige peu développées, quelquefois absentes, la structure est alors normale..... *Wiborgia.*

CONCLUSIONS

Sans prétendre donner à la morphologie une importance trop prépondérante, et, comme le voulait le botaniste Pierre, baser des limites de familles sur le nombre des faisceaux foliaires, il n'en ressort pas moins que la structure de la tige, et surtout les rapports de la tige et de la feuille présentent, dans la tribu des *Génistées*, sous-tribu des *Spartiées*, des différences qui ont une grande valeur systématique.

Dans la tige, la présence ou l'absence d'ailes péricycliques, de méristèles corticales complètes, signalées par Van Tieghem, ont une réelle importance.

En étendant ces recherches et en s'attachant surtout à l'examen des nœuds, j'ai constaté que la feuille présente les modes d'insertion suivants : 1° la feuille prend à la tige cinq méristèles complètes; 2° la feuille prend à la tige trois méristèles; 3° la feuille prend à la tige une méristèle complète et deux méristèles exclusivement fibreuses; 4° la feuille prend à la tige une seule méristèle complète. Et si l'on remarque en outre que la feuille, dans tous ces cas, peut s'attacher à la tige en face d'une côte, ou entre deux côtes, il en résulte une grande variété de types souvent utiles à la classification.

Dans le pétiole, le nombre des faisceaux et la présence d'une poche contenant les bourgeons, peuvent, dans quelques cas spéciaux, fournir des éléments appréciables pour la systématique. Quant à la structure du limbe, il n'est pas permis d'en tenir compte, à cause de l'uniformité de sa constitution.

Si l'on utilise ces caractères pour la détermination des genres,

on constate que chez les *Spartiées* les données anatomiques concordent dans certains cas avec la morphologie externe. Les *Ulex*, les *Calycotome*, par exemple, sont très homogènes.

La structure de la tige, en particulier celle du nœud, m'a permis de fixer les limites de certains genres sur lesquels on n'était pas d'accord ; c'est ainsi que j'ai été amené à réunir plusieurs genres que certains auteurs séparent : *Sarothamnus* et *Cytisus*; *Retama*, *Bœlia*, *Gonocytisus* et *Genista* ou seulement à établir les affinités entre certains genres distincts ; *Adenocarpus* et *Genista*; *Ulex*, *Voglera* et *Phyllospartum* ; *Calycotome*, *Podocytisus* et *Cytisus*.

Au contraire, d'autres caractères, donnés par l'anatomie, peuvent différencier des genres qui ont été souvent réunis : *Laburnum* et *Podocytisus*, ou préciser des limites, jusqu'ici incertaines, entre quelques genres : *Genista*, *Cytisus*, *Argyrolobium*.

Il ressort aussi de l'anatomie que des coupures dans les genres seraient justifiées : ainsi on devrait isoler les *Voglera* et les *Phyllospartum*, dont la feuille ne reçoit qu'une seule méristèle complète, des autres *Genista* qui envoient invariablement trois méristèles complètes à chaque feuille.

Le pétiole contient presque toujours une à trois méristèles complètes : pourtant il en possède cinq chez les *Petteria* et les *Erinacea*, et davantage chez les *Adenocarpus*, mais ce qui le rend caractéristique dans les *Petteria* et les *Erinacea*, c'est la présence d'une petite poche, ménagée à sa base, contenant les bourgeons.

En appliquant les caractères anatomiques à la distinction des espèces, on constate que si la structure de la tige ne peut servir qu'exceptionnellement à déterminer l'espèce, *Genista Saharæ*, par exemple, bien souvent les différences de morphologie interne sont plus considérables que les données de morphologie externe, comme on le constate dans les *Genista Ulicina* et *Tournefortii*, *sericea* et *Sakellariadis*, *polygalæfolia* et *florida*, *cappadocica* et *Jauberti*, *horrida* et *Boissieri*, etc.

Enfin, l'anatomie permet de rapprocher, dans un même genre, certaines espèces qu'un caractère arbitraire, quelquefois peu développé, celui de la graine munie ou dépourvue de strophiole,

forçait à mettre dans des genres, et même dans des groupes de genres différents, malgré de grandes affinités, présentées par ailleurs : les *Teline*, section des Cytises, viennent se ranger parmi les Genêts, à côté des *Genistoides* ; les *Genista sagittalis* et *Cytisus tridentatus* sont réunis dans une même section de *Genista*; enfin, dans le genre Cytise, le *Cytisus nigricans*, qui n'a pas de graine strophiolée, est voisin du *sessilifolius*, qui en possède.

En somme, une classification basée sur la morphologie externe seule délaisse toute une catégorie de caractères dont certains sont, pour les plantes que nous venons d'étudier, d'une réelle valeur.

INDEX ALPHABÉTIQUE

DES GENRES ET DES ESPÈCES CITÉS

Absinthioides (Cytisus), 310.
acanthoclada (Genista), 249, 250.
acutangulus (C.), 296, 299.
Adami (Laburnum), 306.
Adenocarpus, 189.
æolicus (C.), 290, 293.
æthnensis (G.), 260, 261.
albida (G.), 225, 228.
albidus (C.), 306, 308.
albus (C.), 307, 309.
alpini (G.), 251.
ancistrocarpa (G.), 280.
anglica (G.), 279.
angulata (G.), 211, 212.
arboreus (C.), 283, 285.
Ardoini (C.), 291, 293.
Argyrolobium, 172.
aristata (G.), 270, 273.
aspalathoides (G.), 233.
Asterospartum, 253.
atlantica (G.), 246.
Aucheri (G.), 254, 258.
austriacus (C.), 307, 309.

Barnadesii (G.), 250, 252.
berberidea (G.), 279.
biflorus (C.), 309.
Bœlia, 242.
bœtica (G.), 232, 235.
bœticus (C.), 285.
Boissieri (C.), 283, 285.
Boissieri (G.), 268.
Bourgaei (G.), 230.
Bovei (G.), 247.
Bruguieri (G.), 251.
brutia (G.), 280.

Calycotome, 184.
canariensis (G.), 197, 195.
candicans (G.), 197, 199.
cantabricus (C.), 284.
capitellata (G.), 264, 265.
cappadocica (G.), 256, 258.
carinalis (G.), 270.
catalaunicus (C.), 285, 286.
cephalantha (G.), 265.
Chamæspartum, 236.
Chronanthus, 303.
ciliatus (C.), 309.
cinerascens (G.), 225, 228.
cinerea (G.), 224, 227.
Clavata (G.), 264, 267.
commutatus (C.), 286.
congesta (G.), 197.
Corothamnus, 287.
corsica (G.), 219, 222.
creticus (C.), 306, 308.
Cupani (G.), 270.
Cytisus, 167.

dasycarpa (G.), 247.
decumbens (C.), 287, 289.
depressa (G.), 206.
discolor (G.), 197.
drepanolobus (C.), 310.
Duriæi (G.), 247.

Echinospartum, 247.
eliator (G.), 205.
elongatus (C.), 307, 309.
ephedroides (G.), 256, 257.
equisetiformis (G.), 263, 266.
Erinacea, 182.
Erinacoides, 232.
eriocarpus (C.), 307, 310.
erioclada (G.), 270.
Eucytisus, 289.

falcata (G.), 278, 280.
ferox (G.), 217, 220.
filipes (C.), 295, 298.
florida (G.), 226, 230.
Fontanesii (C.), 303, 305.
Friwaldskyi (G.), 205, 206.

Genista, 160.
Genistella, 212.
Genistoides, 200.
germanica (G.), 270, 273.
gibraltarica (G.), 270, 275.

glaber (C.), 309.
glabrescens (C.), 302.
Gonocytisus, 208.
grandiflorus (C.), 282, 284.
Gussonei (G.), 247.

Hænseleri (G.), 233, 234.
Haynaldi (C.), 309.
Heuffelii (C.), 305.
hirsuta (G.), 270, 276.
hirsutissimus (C.), 309.
hirsutus (C.), 306, 307.
hispanica (G.), 270, 275.
holopetala (G.), 256, 257.
horrida (G.), 249, 252.
humifusa (G.), 200, 206.
Hypocalyptus, 179.
hystrix (G.), 234.

Jauberti (G.), 255, 258.

Kunzeanus (C.), 199.

Laburnum, 187.
lamprophylla (G.), 205.
lanuginosa (G.), 271.
lasiantha (G.), 215.
lasiosemius (C.), 310.
Lasiospartum, 262.
leiocarpus (C.), 309.
Lembotropis, 300.
leptoclada (G.), 230.
leptophylla (G.), 205.
leucanthus (C.), 309.
linifolia (G.), 197, 198.
liparioides (G.), 304.
Lobelii (G.), 233, 234.
Loddigesia, 181.
lucida (G.), 219, 222.
Lupinus, 191.
lusitanica (G.), 252.
lydia (G.), 204.

maderensis (G.), 196.
malacitanus (C.), 283, 285.
mediterraneus (C.), 302.
Michelii (G.), 270, 273.
microcarpa (G.), 247.
microcephalla (G.), 264, 266.
microphylla (G.), 197.
microphyllus (C.), 309.
monosperma (G.), 242, 245.
Morisii (G.), 218, 220.
mutliflous (C.), 297, 298.
murcica (G.), 225, 228.

nigricans (C.), 301, 302.
Nœanus (C.), 307, 310.
numidica (G.), 256, 258.
Nyssana (G.), 256, 258.

obtusiramea (G.), 225, 228.
oretana (G.), 225, 228.
orientalis (G.), 303, 304.
ovata (G.), 283, 206.

Pævæ (G.), 197.
patens (G.), 197.
patula (G.), 206.
peloponesiaca (G.), 251.
pendulinus (C.), 286.
Petteria, 192.
Phyllospartum, 277.
pilosa (G.), 237, 238.
Podocytisus, 186.
polygalæfolia (G.), 226, 230.
pontica (G.), 205.
ponticus (C.), 309.
procumbens (C.), 288.
proliferus (C.), 306, 309.
pseudopilosa (G.), 230.
pteroclada (G.), 209, 211.
pumilus (C.), 309.
purgans (C.), 296, 229.
purpureus (C.), 306, 309.
pygmæus (C.), 307.

radiata (G.), 256, 257.
Rætam (G.), 247.
ramentacea (G.), 192, 193.
ramosissima, 196, 225, 228.
ratisbonensis (C.), 307, 309.
Retama, 242.
Retamoides (G.), 261, 262.
Retamospartum, 260.
rhodorhizoides (G.), 247.
Rochelii (C.), 309.
rosmarinifolia (G.), 198.

sagittalis (G.), 213, 215.
Saharæ (G.), 239, 240.
Sakellariadis (G.), 226, 229.
Sarothamnus, 281.
Sauzeanus (C.), 291, 293.
scolopendria (G.), 216.
scoparius (C.), 283, 284.
Scorpioides, 216.
Scorpius (G.), 219, 221.
sericea (G.), 226, 229.
sessilifolia (G.), 255, 258.
sessilifolius (C.), 291, 292.

smyrnæus (C.), 307, 310.
spachiana (G.), 197.
Spartidium, 239.
Spartioides, 223.
spartioides (G.), 261, 262.
Spartium, 177.
Spartocytisus, 295.
sphacelata (G.), 249, 251.
sphærocarpa (G.), 243, 245.
Sphærocarpées, 242.
stenopetala (G.), 197.
stenoptera (G.), 216.
subspinescens (C.), 306, 307.
supinus (C.), 306, 309.
supranubius (C.), 297.
sylvestris (G.), 270, 273.
syriaca (G.), 199.

Teline, 194.
tenuifolia (G.), 206.
tinctoria (G.), 202.
Tmolæus (C.), 307, 310.
Tournefortii (G.), 270.
triacanthos (G.), 269.
triangularis (G.), 200.
tribracteolatus (C.), 291, 292.
tricuspidata (G.), 270.
tridentata (G.), 216, 215.
triflorus (C.), 291, 292.
trifoliolata (G.), 255.
Tubocytisus, 305.

Ulex, 175.
ulicina (G.), 271, 274.
umbellata (G.), 264, 267.

Villarsii (G.), 226, 229.
virescens (C.), 310.
Voglera 268.

Webbi (G.), 247.
Welwitschii (C.), 285.
Wiborgia 305.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 129

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I

Historique.

Morphologie externe 132
Morphologie interne 139

CHAPITRE II

Caractères de classification et affinités.

Morphologie externe 143
Morphologie interne 148
Classification des *Génistées-Spartiées* 158

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE I

Étude générale des genres de *Génistées-Spartiées*.

Genista 160
Cytisus 167
Argyrolobium 172
Ulex 175
Spartium 177
Hypocalyptus 179
Loddigesia 181
Erinacea 182
Calycotome 184
Podocytisus 186
Laburnum 187
Adenocarpus 189
Lupinus 191

CHAPITRE II

Étude particulière des sections du genre *Genista* 192

CHAPITRE III

Étude particulière des sections du genre *Cytisus* 281
Résumé général 310
Conclusions 314
Index alphabétique des genres et des espèces cités 317

PRODUCTION DE LA SUBSTANCE SÈCHE ET DE LA CHLOROPHYLLE

CHEZ LES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS AUX DIFFÉRENTES INTENSITÉS LUMINEUSES

Par W. LUBIMENKO

INTRODUCTION

La production de la substance sèche chez les plantes vertes est étroitement liée à l'assimilation chlorophyllienne. Les quantités d'azote et de substances minérales provenant du sol étant très petites par rapport au total de substance sèche produite, il est légitime de considérer l'assimilation chlorophyllienne comme la source principale de cette substance chez les plantes pourvues de pigment vert.

Il est vrai, d'autre part, que les plantes vertes sont capables d'épuiser par leurs racines, dans des solutions nutritives artificiellement préparées, certaines substances organiques. Cette absorption est suivie d'une réelle assimilation de ces substances, manifestée par le développement de la plante. On peut penser dès lors que les plantes vertes peuvent assimiler aussi les substances organiques du sol en les absorbant par leurs racines. Mais les recherches faites sur cette question montrent nettement que les substances humiques les plus répandues dans le sol sont très peu assimilables (1). Par conséquent, en

(1). J. Laurent, *Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques* (Rev. gén. de Bot., t. XV, 1903). Voir aussi la bibliographie citée dans cet article. — Mazé et Perrier, *L'assimilation de quelques substances ternaires par les végétaux à chlorophylle* (Ann. de l'Inst. Pasteur, t. XVIII, 1904). — Lefèvre, *Sur le développement des plantes à chlorophylle à l'abri du gaz carbonique de l'atmosphère dans un sol amidé, à dose non toxique* (Rev. gén. de Bot., t. XVIII, 1906). — M. Molliard, *Action morphogé-*

dernière analyse, l'assimilation du carbone provenant du sol peut être considérée comme insignifiante par rapport à l'assimilation du carbone de l'atmosphère.

Cette considération nous amène alors à la conclusion que la production de substance sèche chez les plantes vertes doit augmenter, toutes les autres conditions supposées égales, avec l'accroissement de l'action chlorophyllienne et que les meilleures conditions extérieures pour l'assimilation du carbone atmosphérique seront en même temps les meilleures conditions pour la production de la matière sèche.

Mais *a priori*, on peut distinguer dans la production de la substance sèche, prise comme un phénomène général, deux stades différents. Ce sont : 1° la décomposition du gaz carbonique de l'air, suivie d'une accumulation dans le tissu assimilateur des substances hydrocarbonées ; 2° l'incorporation des produits de la photosynthèse par les parties vivantes de la plante, et le transport de ces produits hors du tissu assimilateur.

On peut se demander alors, s'il existe une certaine différence entre ces deux stades d'un même phénomène par rapport aux conditions extérieures. La résolution de cette question est très importante au point de vue théorique, car elle peut éclaircir certaines questions non encore élucidées, relatives à l'assimilation chorophyllienne.

On sait, maintenant, que la photosynthèse dépend non seulement des conditions extérieures, mais aussi des conditions intérieures. L'influence des facteurs externes (éclairement, température, pression partielle de CO^2) sur la vitesse ou l'énergie de la décomposition du gaz carbonique par la feuille verte a été le sujet de maintes recherches.

Ces recherches ont conduit aux conclusions générales suivantes :

1° *Chaque facteur ne commence à exercer son action qu'à partir d'une certaine valeur minimum ;* 2° *plusieurs facteurs étant toujours en jeu, c'est celui qui est le plus voisin de son minimum qui règle l'intensité du phénomène.*

Ainsi, par exemple, à une température relativement basse

nique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (Rev. gén. Bot., t. XIX, 1907).

l'énergie de la décomposition du gaz carbonique restera faible en dépit d'un fort éclairement et d'une grande quantité de CO^2 dans l'atmosphère. Dans ce cas, l'intensité de la réaction ne peut dépasser la valeur correspondant à la basse température quelles que soient les intensités des autres facteurs extérieurs.

On constate la même relation, si la quantité de gaz carbonique dans l'atmosphère est très petite ou bien si l'intensité lumineuse est très faible.

Si l'on fait élever graduellement la température, à un bon éclairement, on obtient, pour le cas où la pression partielle de CO^2 est petite, une augmentation dans l'intensité de la réaction jusqu'à une certaine limite qui ne peut être dépassée à la pression actuelle du gaz carbonique. L'énergie de la réaction atteint ainsi son maximum possible à la pression partielle de CO^2 donnée, et ne peut plus être changée qu'en modifiant la proportion du gaz carbonique dans l'air.

Il est facile d'expliquer ce phénomène. A une faible pression partielle de gaz carbonique la plante n'a besoin que d'une quantité relativement faible de chaleur pour effectuer la décomposition complète de ce gaz; c'est pourquoi une augmentation ultérieure de la chaleur ne peut être utilisée pour la plante à cause de l'insuffisance du gaz carbonique (1).

Des considérations analogues s'appliquent pour le cas où l'intensité lumineuse est très faible.

Il résulte de là que l'énergie maximum de décomposition du gaz carbonique par la feuille verte sera obtenue seulement dans le cas où tous les facteurs extérieurs auront des valeurs suffisamment grandes.

Mais ajoutons que, cette réaction se produisant dans un tissu vivant, l'intensité de chaque facteur ne peut dépasser une certaine limite sans provoquer un ralentissement dans la réaction. Ce phénomène se manifeste d'une façon particulièrement nette pour la température.

Si l'on représente, en effet, l'énergie de décomposition du gaz carbonique suivant la température par une courbe, on

(1) F.-F. Blackman, *Optima and limiting factors* (Ann. of Botany, t. XIX, 1905, p. 281-295).

constate que cette courbe monte au commencement avec la température jusqu'à un point maximum, et descend ensuite jusqu'à zéro, quand la température continue à s'accroître.

Il est très important, au point de vue théorique, que la réaction cesse bien avant la température critique qui provoque la mort de la plante. D'après les recherches de M. Kreusler (1), l'assimilation chlorophyllienne cesse à 50° environ, mais la plante continue à respirer quand la température s'élève davantage.

L'excès de chaleur détruit donc la fonction chlorophyllienne bien avant que la plante cesse de vivre. Ce phénomène donne à penser que ce n'est pas la destruction du système vivant qui provoque la suspension de la fonction. Et, en effet, d'après les recherches de M. Heinrich (2), la plante après avoir cessé d'assimiler reprend cette fonction, quand on la ramène à une température plus basse, ce qui ne serait pas possible s'il y avait quelque chose de détruit dans le tissu assimilateur.

La suspension temporaire de la fonction chlorophyllienne occasionnée par un excès de chaleur peut trouver son explication dans une modification profonde des conditions internes. Cette modification se manifeste bien avant la suppression complète de la fonction, car, comme nous l'avons dit, l'énergie de décomposition du gaz carbonique diminue quand la température s'élève au-dessus d'une certaine valeur optima. Cette température optima est suivant la plante de 25° à 40°.

Il faut donc penser qu'à partir de cette température, il se produit dans le milieu intérieur de la plante des changements qui provoquent le ralentissement graduel, et enfin la suspension de la réaction quand la température continue à augmenter.

On observe une diminution analogue dans l'assimilation, quand l'intensité lumineuse dépasse une certaine limite (3) ou

(1) U. Kreusler, *Beobachtungen uber Assimilation und Atmung der Pflanzen* (Landwirthschaftliche Jahrbücher, t. XIX, 1890, p. 649-668). — H. Jumelle, *Recherches physiologiques sur les Lichens* (Rev. gén. de Bot., t. IV, 1892). — Schützenberger, P. et Quinquaud, E., *Sur la respiration des végétaux aquatiques immergés* (Comptes rendus de l'Ac. d. Sc. Paris, t. LXXVII, 1873, p. 272-275).

(2) Heinrich, Landwirthschaflche Versuchstationen, t. XIII, 1871, p. 136-154.

(3) Lubimenko, W., *Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes*

quand la pression partielle de CO^2 devient trop grande (1). Il existe alors pour chaque facteur extérieur une intensité (ou quantité) optimum qui correspond à une énergie assimilatrice maximum, pourvu que, comme nous l'avons vu précédemment, les autres facteurs aient des valeurs assez grandes.

Ce phénomène ne peut être suffisamment expliqué que par l'étude des facteurs internes et de leurs relations avec les facteurs externes.

Il faut remarquer que, jusqu'ici, nous n'avons que très peu de recherches sur les facteurs internes influant sur l'assimilation chlorophyllienne. Le rôle du pigment vert des feuilles est mieux étudié, et nous savons maintenant que ce rôle consiste dans l'absorption des radiations et dans la transmission de l'énergie lumineuse à l'appareil chimique des grains de chlorophylle.

La quantité de pigment dans les grains de chlorophylle étant variable, j'ai essayé d'établir dans des recherches antérieures, l'influence de ces variations quantitatives sur l'énergie assimilatrice.

Il résulte de ces recherches qu'il existe, pour le travail photosynthétique de la feuille, une intensité lumineuse qui doit être considérée, si je puis m'exprimer ainsi, comme un zéro physiologique, car à cette intensité la réaction ne se manifeste pas. Ce zéro physiologique ne coïncide pas avec le zéro physique, c'est-à-dire avec l'absence de la lumière; mais il s'en rapproche d'autant plus que la quantité de pigment vert dans les grains de chorophylle augmente (2).

ombrophiles et ombrophobes (Rev. gén. de Bot., t. XVII, 1905). — Voy. aussi la bibliographie citée dans cet article. — Id., *La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne* (Rev. gén. de Bot., t. XX, 1908). — Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, Paris, 1804, p. 29-34.

1) Boussingault, *Agronomie, chimie agricole et physiologie*, t. IV, 1868, p. 269. — Godlewski, *Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt den Luft* (Arbeit. d. botan. Inst. zu Würzburg, t. I, 1873). — Schützenberger, *C. R. de l'Acad. des Sc. Paris*, t. LXXVII, 1873; p. 272). — Kreusler, U., *Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente* (Landwirthschaftliche Jahrbücher, t. XIV, 1885). — Montemartini, *Sull' influenza di atmosfere ricche di biossido di carbonio sopra lo sviluppo et la struttura delle foglie* (Atti del R. Institute botanico di Pavia, 1892). Cité d'après G. Lapriore, *Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle* (Jahrb. f. wiss. Botanik, t. XXVIII, 1895).

(2) W. Lubimenko, *loc. cit.*

Cette règle s'applique aussi bien si l'on compare entre eux les contenus chorophylliens des feuilles d'une même plante que pour les feuilles de plantes différentes.

Dans les cas où la quantité de pigment des grain de chlorophylle est très petite, comme cela existe chez les feuilles jeunes, l'énergie assimilatrice est limitée par l'insuffisance quantitative du pigment aussi bien que par l'insuffisance de lumière ou de chaleur (1). D'autre part, la quantité de pigment ne doit pas dépasser une certaine limite sans entraver l'énergie assimilatrice.

Si l'on rapporte cette dernière à l'unité quantitative de pigment, on constate, qu'aux mêmes conditions extérieures, une même quantité de chlorophylle produit un travail variable. Ces variations sont dues à la concentration, c'est-à-dire à la distribution d'une même quantité de pigment sur un nombre plus ou moins grand de grains de chorophylle. Le phénomène se manifeste le plus nettement quand on compare l'énergie assimilatrice des feuilles jeunes avec celle des feuilles adultes d'une même plante.

Ainsi, j'ai trouvé pour le *Picea excelsa* (2) que la quantité de pigment vert égale à 100 unités est renfermée dans :

12,500 grammes de feuilles jeunes.
3,077 — de feuilles adultes.

Or, l'énergie assimilatrice maximum qui a été observée à 35° et à l'éclairement par les rayons directs du soleil s'exprime par les quantités suivantes de CO^2 décomposé pendant une heure.

Pour 12,500 grammes de feuilles jeunes, 43,6 centim. cubes.
Pour 3,077 — de feuilles adultes, 22,4 —

On voit d'après ces chiffres, qu'une même quantité de chlorophylle, équivalent à une même quantité absolue d'énergie lumineuse absorbée, produit un travail deux fois plus grand quand le pigment est distribué sur un plus grand nombre de

(1) Boussingault, *Sur les fonctions des feuilles* (Ann. des Sc. nat., 5e série, t. X, 1869, p. 331-343). — E. Griffon, *L'assimilation chlorophyllienne chez les jeunes pousses des plantes*, etc. (C. R. Acad. des Sc. Paris, t. CXL, 1905; p. 1148-1151). — W. Lubimenko, *loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

grains de chlorophylle, comme c'est le cas pour les feuilles jeunes.

L'étude détaillée faite dans cet ordre d'idées a démontré que l'énergie assimilatrice maximum correspond à une assez faible concentration du pigment. A partir de cette concentration-optimum l'énergie assimilatrice baisse quand la concentration diminue ou quand elle augmente.

D'autre part, en combinant un fort éclairement avec des températures différentes, j'ai trouvé que le ralentissement de l'énergie de décomposition du gaz carbonique se manifeste à une température d'autant plus basse que la quantité de chlorophylle dans la feuille est plus grande.

Nous voyons donc qu'au point de vue physiologique, l'influence de la quantité de pigment vert se traduit par le même schéma que l'influence des facteurs externes. Ce fait donne une preuve indirecte de cette théorie que la chlorophylle ne joue dans l'assimilation chlorophyllienne que le rôle d'un sensibilisateur.

En admettant que la quantité de pigment contenue dans l'appareil chlorophyllien n'intervient dans la décomposition du gaz carbonique que par la quantité d'énergie lumineuse absorbée, on s'explique aisément tous les résultats des expériences indiquées plus haut.

D'autre part, nous pouvons envisager la quantité de chlorophylle renfermée dans le chloroplaste comme un moyen, par lequel la plante peut régler la quantité d'énergie lumineuse absorbée et ainsi s'adapter aux différents éclairements.

En effet, si l'on compare les plantes qui sont habituées à une position bien éclairée avec celles qui poussent à l'ombre, on trouve que ces dernières sont beaucoup plus riches en chlorophylle que les premières. Ainsi, pour 1 gramme de feuilles vivantes, j'ai obtenu les quantités suivantes de pigment vert (1) :

	Essences de lumière.		Essences d'ombre.
Robinia Pseudacacia....	52	*Tilia parvifolia*.....	82
Betula alba.....	62	*Fagus silvatica*.....	100

Pour vivre à un éclairement relativement faible la plante

(1) *Loc. cit.*

augmente alors la puissance absorbante de ses feuilles par une concentration plus forte du pigment dans ses grains de chlorophylle.

Le fait que par une expérience de courte durée, on peut constater l'influence défavorable sur l'assimilation d'une trop forte concentration du pigment vert, montre que ce réglage n'a pas lieu immédiatement quand il se produit des changements brusques d'éclairement.

On peut se demander alors *comment varie la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles d'une même plante sous l'influence d'intensités différentes de l'éclairement.* La solution de cette question peut donner des indications sur le mode d'adaptation d'une même plante aux différents éclairements ainsi que sur le réglage de l'absorption de l'énergie lumineuse nécessaire (1).

C'est pourquoi je me suis proposé au cours de ce travail de mesurer les quantités de chlorophylle renfermées dans les feuilles d'une même plante développées à différents éclairements.

D'après ce que nous avons dit plus haut, la chlorophylle, comme facteur intérieur, ne fait qu'augmenter ou diminuer, suivant sa concentration, l'influence de la lumière extérieure sur la décomposition du gaz carbonique. Par conséquent, le ralentissement de cette réaction qu'on observe quand la quantité de l'énergie lumineuse absorbée dépasse une certaine limite, n'est pas dû à la chlorophylle même mais aux autres facteurs internes qui interviennent dans l'assimilation chlorophyllienne.

Parmi ces facteurs le transport des substances élaborées par la photosynthèse hors du tissu assimilateur se présente comme un des plus importants.

Il est facile de comprendre *a priori* que le travail photosynthétique d'une cellule verte ne peut se prolonger indéfiniment sans remplir cette cellule de produits organiques dus à la photosynthèse. Il est évident aussi que ce résultat sera obtenu dans

(1) A ce point de vue nous ne trouvons dans la bibliographie que les données de M. Jönsson (Résumé dans *Just's Jahresberichten*, 1902, IIe partie, p. 694), d'après lequel les feuilles de *Pteris aquilina* développées à l'ombre renferment plus de chlorophylle que les feuilles qui ont grandi à une vive lumière.

un temps d'autant plus court que les conditions extérieures sont plus favorables à la décomposition du gaz carbonique.

Dans le cas où tous les produits de la photosynthèse restent dans la cellule assimilatrice, la décomposition du gaz carbonique doit cesser aussitôt que la cellule sera remplie de ces produits. La prolongation du travail photosynthétique demande alors nécessairement un transport des produits organiques hors de la cellule assimilatrice (1).

On sait maintenant que ce transport des produits de la photosynthèse est assuré dans la feuille par un tissu spécial ; mais quelles sont les conditions extérieures et intérieures qui influencent le transport? C'est ce qui reste encore à élucider.

D'après les recherches de M. Saposchnikoff (2) l'accumulation des substances hydrocarbonées dans les feuilles détachées des plantes ne se produit que jusqu'à une limite bien déterminée, malgré toutes les conditions favorables pour l'assimilation chlorophyllienne. Ce fait montre qu'en réalité la photosynthèse cesse aussitôt que le tissu assimilateur est rempli par les produits organiques par suite de l'insuffisance du transport dans les feuilles détachées.

La suspension du travail photosynthétique ne se produit pas brusquement; elle est précédée par un ralentissement de la réaction. Ainsi, d'après les récentes recherches de M. Blackman et de Mlle Matthei (3), l'énergie assimilatrice d'une feuille détachée de la plante diminue peu à peu avec le temps. Cette diminution se produit d'autant plus rapidement que la température est plus élevée, toutes les autres conditions supposées égales.

(1) W. Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, t. I, 1897, p. 304-306.

(2) W. Saposchnikoff, *Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Laubblättern* (Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft, t. VIII, 1890). Id. *Ueber die Grenzen der Anhäufung der Kohlenhydrate in den Blättern der Weinrebe und anderer Pflanzen* (Id., t. IX, 1891, p. 293-300). Id. *Beitrag zur Kenntnis der Grenzen der Anhäufung von Kohlenhydraten in den Blättern* (Id., t. XI, 1893, p. 391-393.) — Voy. aussi le Résumé de l'article intitulé : *Eiweisstoffe und Kohlehydrate der grünen Blatter als Assimilationsproducte*, dans le Botanisches Centralblatt, 1895).

3) F.-F. Blackman, *Optima and limiting factors* (Ann. of Botany, t. XIX, 1905, p. 281). — G. L. C. Matthei, *On the effect of temperature on carbon-dioxide assimilation* (Philosf. transact. of the R. Soc. of London, t. CXCVII, 1904, p. 47-105).

Enfin, d'après les recherches de M. Ewart (1), l'énergie assimilatrice diminue sous l'influence de l'accumulation des produits organiques dans le tissu assimilateur.

Nous avons donc ici un facteur qui intervient dans l'assimilation chlorophyllienne aussi directement que la lumière ou la chaleur. Le cours normal de la photosynthèse demande que ses produits organiques soient transportés hors du tissu assimilateur aussitôt qu'ils se forment. Il est légitime d'attribuer alors le ralentissement de la décomposition du gaz carbonique qu'on observe, quand la température ou la lumière dépassent, sans tuer la plante, une certaine limite, à une sorte de disproportionnalité entre les quantités de substances produites par la photosynthèse et les quantités de ces substances transportées hors du tissu assimilateur. Si la production des substances organiques sous l'action d'une forte lumière et d'une haute température dépasse leur migration en dehors du tissu assimilateur, ce dernier sera peu à peu rempli par ces substances, ce qui provoquera un ralentissement de la photosynthèse jusqu'à sa suspension complète.

On voit, d'après ces considérations, que la connaissance des conditions de diverse nature qui influencent le transport des produits de la photosynthèse est nécessaire pour comprendre les variations dans l'énergie assimilatrice sous l'action des facteurs internes ou externes.

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, cette question a été à peine étudiée jusqu'à ces derniers temps. D'après les recherches de M. Saposchnikoff (2), le maximum dans le transport des substances hydrocarbonées des feuilles vers la tige se produit à la fin de la journée et pendant les premières heures de la nuit. Ce transport est ralenti donc pendant les heures les plus éclairées de la journée. L'auteur n'a pas étudié de près les causes de ce ralentissement. Mais, au point de vue théorique, il est intéressant de constater que le faible transport des substances hydrocarbonées hors du tissu assimilateur correspond juste à

(1) A.-J. Ewart, *On Assimilatory Inhibition in Plants* (Journ. of the Linnean Society. Botany, vol. XXXI, 1895 ; vol. XXI, 1896).

(2) Saposchnikoff, *loc. cit.* — Voy. aussi W. Brooks, *Ueber tägliche und stündliche Assimilation einiger Culturpflanzen* (Diss. Halle, 1892).

la période de la journée la plus favorable pour la décomposition du gaz carbonique.

Une explication indirecte de ce phénomène peut être déduite des résultats de mes recherches relatives à l'influence de la lumière sur l'assimilation par les plantes vertes de certains sucres et des substances organiques de réserve (1). L'assimilation de ces substances est influencée directement par la lumière; elle s'accroît avec l'éclairement jusqu'à un certain maximum et baisse ensuite quand l'intensité lumineuse continue à augmenter. Il est important de remarquer que l'intensité lumineuse optima pour l'assimilation des substances organiques (sucres, etc.) est relativement faible, et même, dans la plupart des cas observés, insuffisante pour que l'appareil chlorophyllien commence à manifester un travail appréciable.

Comme les sucres sont les premiers produits de la photosynthèse, il est légitime de penser que leur assimilation pendant les heures claires de la journée est ralentie dans les parties éclairées de la plante, ce qui provoque un ralentissement dans le transport de ces substances hors du tissu assimilateur. Comme conséquence il se produira pendant le jour dans le tissu assimilateur une accumulation des produits d'assimilation chlorophyllienne.

Il est intéressant, à ce point de vue, de rappeler ici les faits observés par Batalin à propos de l'influence favorable d'une très faible lumière sur le développement des feuilles chez les plantes étiolées. La croissance des feuilles chez les *Phaseolus*, *Pisum*, *Lupinus*, *Tropæolum* et *Solanum* au début du développement est très rapide à l'obscurité, mais, au bout de quelque temps, elle s'arrête. Au contraire, si l'on expose tous les deux ou trois jours les plantes étiolées à un faible éclairement pendant une heure et demie à trois heures, les feuilles continuent à augmenter leur taille jusqu'à l'épuisement complet des réserves de graine. Les feuilles ainsi obtenues conservent la couleur jaune, ce qui prouve que l'action favorable d'une très

(1) W. Lubimenko, *Action directe de la lumière sur la transformation des sucres absorbés par les plantules du Pinus Pinea* (C. R. Acad. Sc. Paris, 8 octobre 1906). — Id., *Influence de la lumière sur l'assimilation des réserves organiques des graines et des bulbes par les plantules au cours de leur germination* (C. R. Acad. Sc. Paris, 13 mai 1907).

faible lumière sur leur croissance n'est pas due à l'assimilation chlorophyllienne (1). D'ailleurs Sachs a montré que les cotylédons bourrés des substances nutritives ne peuvent pas effectuer leur croissance à l'obscurité (2).

D'autre part, un excès de lumière ralentit de beaucoup le développement de la plante. Ainsi, d'après les recherches de M. Bonnier, ce ralentissement est très marqué chez les plantules poussées à la lumière électrique continue et appartenant aux espèces : *Carpinus Betulus*, *Amygdalus communis*, *Triticum sativum*, *Zea Mays*, *Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Stachys tuberifera*, *Lathyrus sativus*.

Ce savant a démontré, en outre, que la lumière continue simplifie la structure anatomique des plantes de façon qu'elles se rapprochent des plantes étiolées, sauf la présence de la chlorophylle (3).

L'ensemble de tous ces faits concorde parfaitement avec les résultats de mes expériences sur l'assimilation des sucres à diverses intensités lumineuses.

Il faut admettre alors une action spéciale de la lumière sur la nutrition cellulaire de parties de la plante éclairées qui se traduit par l'augmentation du poids sec, la croissance et aussi par la structure anatomique. Il est très probable que cette action est due à l'influence de la lumière sur la formation et la destruction des enzymes (4).

Nous avons remarqué plus haut que la production de la substance sèche par la plante verte comprend deux stades successifs ; d'abord décomposition du gaz carbonique, puis incorporation de ses produits à la substance vivante du corps même de la plante. Nous avons montré aussi que le premier stade est, au cours du temps, influencé par le second. Pour la production maximum de substance sèche il faut alors que les conditions extérieures favorisent à la fois la décomposition du

(1) Batalin, A., *Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung der Blätter* (Bot. Ztg., 1871, p. 669-686).

(2) Sachs, J., *Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Neubildung, etc., verschiedener Pflanzen-Organe* (Bot. Ztg., 1863).

(3) Bonnier, G., *Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes* (Revue gén. Botanique, t. VII, 1895).

(4) W. Lubimenko, *Influence de la lumière sur le développement des fruits d'Acer Pseudoplatanus* (Revue gén. Botanique, t. XIX, 1907).

gaz carbonique et l'incorporation des substances provenant de cette décomposition.

Des données indirectes montrent qu'il n'en est pas ainsi pour la lumière, car une forte intensité lumineuse qui active la décomposition du gaz carbonique ralentit en même temps l'incorporation des produits de photosynthèse. Dès lors la production maximum de substance sèche ne doit pas correspondre à un maximum d'éclairement mais à une combinaison déterminée de lumière forte et de lumière faible qui permettra de réaliser le mieux possible et la décomposition du gaz carbonique, et l'incorporation des produits résultants.

Pour vérifier ces considérations théoriques, une étude expérimentale s'impose, et la première question à résoudre est la suivante : L'intensité lumineuse la plus favorable pour la décomposition du gaz carbonique est-elle en même temps la plus favorable pour la production de la substance sèche?

On doit ensuite se demander : Quel est l'éclairement optimum qui produira le plus de substance sèche chez les diverses plantes vertes? Comment varie cet optimum suivant les variations quantitatives de la chlorophylle renfermée dans les feuilles ?

Grâce à l'aimable hospitalité de M. le professeur Gaston Bonnier, j'ai pu faire la partie expérimentale de mon travail au Laboratoire de Biologie végétale à Fontainebleau. M. Bonnier m'a en outre prodigué pendant l'exécution de mes recherches ses précieux conseils et je suis heureux de lui en exprimer ici ma plus vive reconnaissance.

Je remercie vivement aussi M. L. Dufour, Directeur-adjoint du Laboratoire, qui m'a prodigué son aimable concours dans l'installation technique des expériences.

TECHNIQUE DES EXPÉRIENCES

Parmi les méthodes qui peuvent être employées pour des recherches expérimentales sur la production de la substance sèche des végétaux aux différentes intensités lumineuses, j'ai choisi celle qui consiste à observer l'augmentation du poids sec chez les plantules après la germination.

J'ai semé les graines dans des pots remplis tantôt avec de la

terre ordinaire de jardin, tantôt avec du sable. La germination s'effectuait dans un endroit spécial abrité contre une vive lumière. Au moment où les plantules commençaient à sortir de la terre, je choisis dans chaque pot celles qui sont à un même stade de développement. Les pots, contenant ainsi les plantules également développées, sont exposés à différents éclairements.

Je me sers, comme source de la lumière, de l'éclairement naturel du jour en atténuant son intensité dans diverses proportions déterminées. Dans ce but je place les pots dans une série de châssis dont les parois vitrées sont couvertes par des nombres différents de couches de papier mince paraffiné ou de papier blanc ordinaire. Les parois verticales des châssis étaient découpées de façon que les couvercles étaient inclinés à 45° vers l'horizon.

Les châssis n'avaient pas de fond et les pots étaient placés directement sur la terre. Cette précaution a été prise pour empêcher la dessiccation rapide de la terre dans les pots. Un châssis couvrait un mètre carré de surface.

J'ai employé dans mes expériences sept châssis bien rangés et orientés de manière que leurs couvercles inclinés regardaient le sud. Les châssis étaient disposés non côte à côte, mais à des intervalles égaux à un mètre, pour que l'ombre provenant d'un châssis ne couvrît pas le châssis voisin le matin et le soir.

Le premier châssis ne portait aucun papier sur ses parois vitrées ; les parois vitrées des quatre châssis suivants portaient, ainsi que leurs couvercles, respectivement 1, 2, 3 et 4 feuilles (couches) de papier mince paraffiné. Le sixième châssis avait ses parois couvertes d'une feuille de papier blanc ordinaire, et enfin le septième châssis avait été recouvert de deux feuilles (couches) semblables.

Ayant à ma disposition un spectrocope de Thollon (1) avec un dispositif pour la spectrophotométrie, j'ai déterminé préalablement l'absorption de lumière relative à une plaque de verre

(1) Je suis heureux de témoigner ici ma plus vive reconnaissance à M. Pellat, professeur de physique à la Sorbonne, qui m'a fourni cet instrument et m'a prodigué de précieux conseils.

dont je me suis servi pour mes châssis, ensuite celle relative à une couche du papier paraffiné ainsi qu'à une couche du papier blanc ordinaire.

Ces mesures m'ont donné les résultats suivants : si l'on appelle α l'absorption de lumière pour une plaque de verre de 5 millimètres d'épaisseur, l'absorption par une couche du papier paraffiné sera égale à 2α, celle produite par la plaque de verre et une couche de papier blanc ordinaire à 27α ; enfin, l'absorption de lumière par la plaque de verre et deux couches de ce dernier papier est égale à 54α.

Par conséquent, si l'intensité lumineuse du jour à un moment donné est égale à β, nous aurons sous les châssis les intensités de la lumière suivantes :

$\beta-\alpha$	sous le	1er	châssis avec des parois non couvertes par le papier.
$\beta-3\alpha$	—	2e	châssis dont les parois sont couvertes par une couche de papier paraffiné.
$\beta-5\alpha$	—	3e	châssis avec deux couches de papier paraffiné.
$\beta-7\alpha$	—	4e	— avec trois couches de papier paraffiné.
$\beta-9\alpha$	—	5e	— avec quatre couches de papier paraffiné.
$\beta-27\alpha$	—	6e	— avec une couche du papier blanc ordinaire.
$\beta-54\alpha$	—	7e	— avec deux couches du papier blanc ordinaire.

Ceci posé, nous pouvons nous faire une idée approximative de ce qui se passe sous les divers châssis au point de vue de la lumière par les considérations suivantes.

Supposons, pour fixer les idées, que la demi-journée comprenne six heures d'éclairement et que l'intensité lumineuse, partant de 0 arrive à un maximum 100α.

On peut représenter les intensités lumineuses aux divers moments de la journée au moyen d'une courbe en prenant comme abscisses les temps et comme ordonnées ces intensités. Pour simplifier notre exposé, nous supposerons, tout en sachant fort bien que la réalité s'écarte de cette hypothèse, que l'intensité lumineuse va en croissant proportionnellement au temps. De sorte que si le point B (voy. la figure 1) correspond à l'abscisse 6 heures et à l'ordonnée 100α, les variations de l'intensité lumineuse à l'air libre seront représentées dans notre hypothèse, non par la courbe véritable, mais par la droite AB.

Voyons ce qui va se passer sous un châssis déterminé, par exemple, le 5e, où l'intensité lumineuse est affaiblie de 9α.

Prenons sur l'ordonnée BC le point B′ situé au-dessous de B à une distance 9 α. La droite A′B′, parallèle à AB, représentera les variations lumineuses sous ce châssis. De même, les lignes A″B″, A‴B‴ représenteront ce qui se passe sous les 6ᵉ et 7ᵉ châssis.

Quant aux quantités totales de lumière reçues pendant la

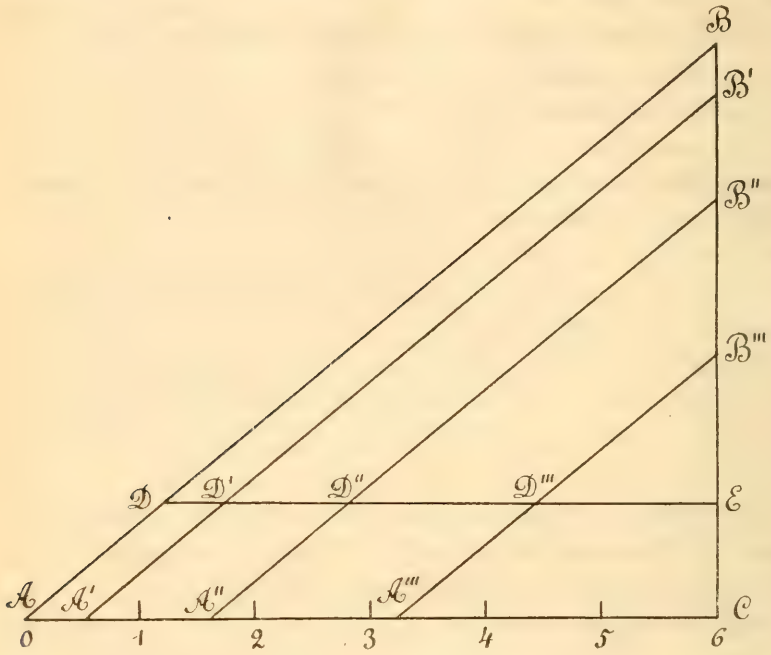


Fig. 1. — Voy. l'explication de cette figure dans le texte.

demi-journée, elles seront représentées dans divers châssis considérés respectivement par les surfaces des triangles ABC, A′B′C′, A″B″C″, A‴B‴C‴.

Supposons, maintenant, que l'intensité lumineuse minima à laquelle la photosynthèse commence à se manifester soit égale, par exemple, à 20 α.

Traçons la droite DE parallèle à AC et dont l'ordonnée est égale à 20 α. Le triangle BDE représentera alors la quantité de lumière utilisée pour la décomposition du gaz carbonique à l'air libre, et les triangles B′D′E, B″D″E, B‴D‴E représenteront cette quantité respectivement sous les 5ᵉ, 6ᵉ et 7ᵉ châssis. Dans ce cas, le rapport entre la quantité de lumière uti-

lisée pour la décomposition du gaz carbonique et la quantité totale reçue à l'air libre est égal au rapport de surfaces des deux triangles BDE et ABC. En faisant le calcul, on trouve que si AC = 120 et BC = 100, alors DE = 95 et BE = 80. Donc :

$$\frac{\text{lumière utile}}{\text{lumière totale}} = \frac{BDE}{ABC} = \frac{95.80}{120.100} = 0,63.$$

Pour le dernier châssis un calcul analogue donnerait

$$\frac{\text{lumière utile}}{\text{lumière totale}} = \frac{B'''D'''E}{A''B'''C} = \frac{26.32}{46.56} = 0,32.$$

On voit d'après ces chiffres que la proportion de lumière utile à la décomposition du gaz carbonique à la lumière totale est beaucoup moindre sous le dernier châssis qu'à l'air libre. Pour les autres châssis le phénomène est le même quoique moins accentué.

Par contre, la proportion de lumière faible, c'est-à-dire insuffisante pour provoquer la décomposition du gaz carbonique, s'accroît à mesure que les châssis sont plus sombres. Or, on a vu que cette lumière faible est particulièrement favorable à l'incorporation des substances organiques dans la plante. Le dispositif que j'ai adopté achève donc ce dernier phénomène d'autant plus que l'atténuation de la lumière est plus marquée sous les châssis successifs.

Pour que l'air soit suffisamment renouvelé, les châssis ne sont pas placés directement sur le sol; ils reposent à leurs angles sur quatre supports, de façon qu'entre leur partie inférieure et la terre, il reste un intervalle de 4 centimètres. En outre, les couvercles recouvrent les châssis de manière à ménager tout autour un intervalle de 1 centimètre environ pour libre accès de l'air.

Ce dispositif est suffisant pour le renouvellement de l'air, car les châssis n'ont pas un très grand volume; leur hauteur étant de 35 centimètres d'un côté et de 50 de l'autre.

La petite quantité de lumière pénétrant par les intervalles dont il vient d'être question, peut être d'autant plus considérée comme négligeable qu'elle était égale pour tous les châssis.

Enfin, pour empêcher le surchauffement des couvercles des châssis et par suite de l'air situé à l'intérieur par les rayons directs du soleil, je fais couler sur les couvercles l'eau fraîche d'une conduite d'eau. Dans ce but, le long des châssis a été fixé un tube métallique clos à une extrémité et communiquant par l'autre bout avec le robinet de la conduite d'eau.

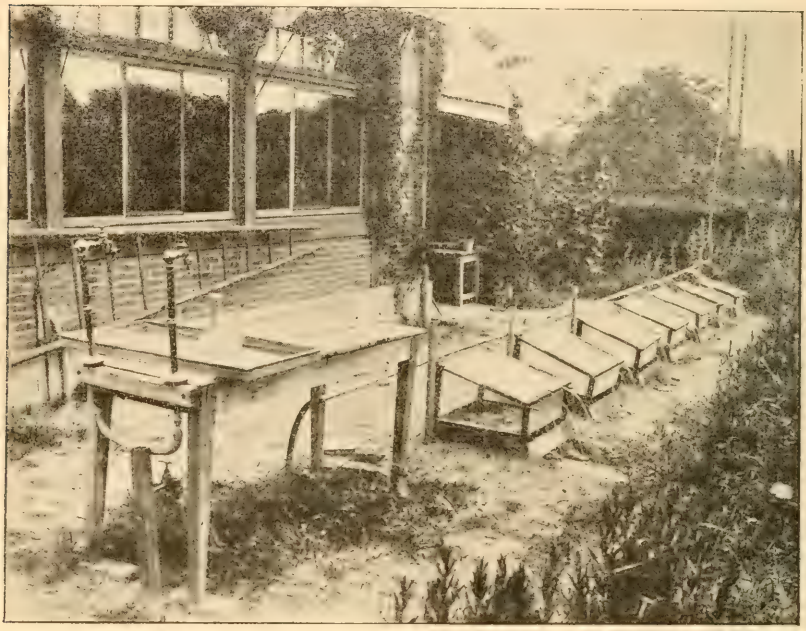


Fig. 2. — Vue générale de l'installation pour la culture des plantes à des différentes intensités lumineuses, au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau.

Ce tube est percé sur sa longueur de petits trous destinés à déverser l'eau sur les couvercles des châssis.

Le nombre des trous correspondant à un couvercle diminuait à mesure que la couverture de papier était plus épaisse.

La photographie ci-jointe montre l'aspect général de l'installation (Voy. fig. 2).

Pour observer la température de l'air sous les châssis, j'ai placé à l'intérieur de chacun un thermomètre. Les précautions ont été prises pour que le mercure des thermomètres ne subît que l'influence de la température de l'air.

Les observations de température ont été faites trois fois par

jour : à 9 heures du matin, à 1 heure et à 5 heures de l'après-midi. Les résultats de ces observations ont montré que quand le ciel est couvert par des nuages, les variations de température de l'air sous les châssis sont identiques à celles de l'air libre. Mais pendant les journées claires avec un ciel pur, la température de l'air sous les châssis est, le matin, un peu plus basse et dans l'après-midi un peu plus élevée que la température de l'air libre.

Voici les résultats des observations faites à des intervalles égaux à une heure pendant une journée ensoleillée du mois de juin, à l'air libre et sous les divers châssis :

HEURES DE LA JOURNÉE	INTENSITES LUMINEUSES							
	3 Air libre.	3-α 1er châssis.	3-3α 2e châssis.	3-5α 3e châssis.	3-7α 4e châssis.	3-9α 5e châssis.	3-27α 6e châssis.	3-31α 7e châssis.
	°	°	°	°	°	°	°	°
8 h. du matin.....	17,0	16,5	16,5	16,5	16,5	16,5	16,5	15,0
9 —	20,0	18,5	18,0	18,0	18,0	19,0	19,0	18,0
10 —	21,0	23,0	23,0	22,5	22,5	22,0	21,5	20,5
11 —	23,0	26,0	26,0	24,0	24,0	24,0	23,5	22,0
12 —	24,0	28,0	28,0	26,0	26,0	26,0	25,0	23,5
1 h. du soir.....	23,0	26,0	26,0	26,0	25,5	25,5	25,0	24,0
2 —	23,0	26,0	26,0	26,0	25,5	25,0	23,0	23,5
3 —	23,0	25,0	26,0	26,0	26,0	25,5	24,0	23,0
4 —	23,0	23,5	24,0	24,0	24,0	24,0	23,5	23,0
5 —	21,5	21,5	21,0	21,0	22,0	22,5	22,0	21,0
Température moyenne...	21,9	23,4	23,4	23,0	23,0	23,0	22,3	21,3

Les chiffres de ce tableau montrent que pendant les heures les plus chaudes de la journée, la température à l'intérieur des châssis peu couverts par le papier dépasse de 2°, 3° et même de 4° la température de l'air libre. Mais la température moyenne de la journée sous ces châssis se rapproche beaucoup de celle de l'air libre, car l'échauffement au début de la journée et le refroidissement à la fin s'effectuent sous les châssis plus lentement qu'à l'air libre.

En somme, la température pendant une journée claire est un peu plus basse sous le châssis le plus couvert, et elle est un peu plus élevée sous les autres châssis qu'à l'air libre.

Pour montrer quelle influence produisent les variations de la

température sous les châssis pendant des journées ensoleillées sur la température moyenne d'une période plus ou moins longue, je donne ici cette moyenne obtenue par les observations que j'ai faites, en mesurant la température trois fois par jour aux heures indiquées plus haut. On peut considérer ces nombres comme donnant la moyenne de neuf heures du matin à cinq heures du soir pendant les périodes indiquées.

Température moyenne de l'air sous les châssis de 9 h. du matin à 5 h. du soir pour les périodes indiquées, comparée à celle de l'air libre.

PÉRIODES DES OBSERVATIONS	INTENSITÉS LUMINEUSES							
	β Air libre.	β·α 1er châssis.	β·3α 2e châssis.	β·5α 3e châssis.	β·7α 4e châssis.	β·9α 5e châssis.	β·27α 6e châssis.	β·54α 7e châssis.
	°	°	°	°	°	°	°	°
Du 20 au 30 juin.....	22,8	23,4	23,3	22,9	23,0	23,0	22,6	21,7
1er au 10 juillet.....	19,8	19,8	18,8	18,9	19,2	19,2	18,3	17,1
11 au 20 —	23,6	25,2	24,8	24,6	24,6	24,4	23,6	21,2
21 au 31 —	24,8	25,2	25,0	25,1	25,2	25,2	24,6	23,0
1er au 10 août.....	26,5	27,8	27,8	27,6	27,6	27,3	26,5	24,2
11 au 20 —	23,3	24,1	23,4	22,8	23,5	23,5	23,4	22,6
21 au 31 —	22.4	24,3	23,3	23,4	23,5	23,6	22,8	21,7
1er au 10 septembre..	22,3	22,6	22,5	22,4	22,2	22,5	22,0	21,1
11 au 20 — ..	19,8	20,9	20,9	20,9	20,8	20,5	20,0	19,0
Température moyenne pour 3 mois..	22,8	23,7	23,3	23,2	23,2	23,2	22,6	21,7

On voit, d'après ces nombres, que cette température moyenne de l'air sous les châssis se rapproche beaucoup de celle de l'air libre. Elle est un peu plus basse sous les châssis les plus couverts par le papier (6e et 7e) et un peu plus élevée sous les autres.

Remarquons que le léger excès de chaleur observé sous les châssis peu couverts va en augmentant avec l'intensité lumineuse. Par conséquent, si la production de substance sèche est proportionnelle à l'intensité lumineuse, cet excès de chaleur ne peut qu'accentuer l'influence de la lumière.

Il faut remarquer encore que, d'après mes recherches antérieures, le ralentissement de l'assimilation chlorophyllienne ne se manifeste que quand la feuille est éclairée par des rayons du soleil perpendiculaires à sa surface et quand la température est supérieure, suivant la plante, à 25°, 30° et 35°. A un éclaire-

ment moins fort l'énergie assimilatrice va en augmentant jusqu'à 35° et 38°. Or sous le châssis où il n'y avait qu'une seule feuille de papier paraffiné, la lumière était déjà assez atténuée pour ne pas avoir d'influence défavorable sur la décomposition du gaz carbonique. En outre, la température la plus élevée que j'aie observée sous mes châssis n'a pas dépassé 36°, par conséquent les plantes en expériences n'ont pas souffert d'un excès de chaleur.

Outre la chaleur et la lumière, il existe encore un facteur qui peut influencer la production de la substance sèche et qui n'était pas suffisamment réglé dans mon installation ; c'est la transpiration.

Nous n'avons pas jusqu'ici de recherches spéciales concernant l'influence directe de la transpiration sur la production quantitative de la substance sèche chez les plantes vertes. On sait seulement que la quantité relative des substances minérales augmente avec l'énergie de la transpiration, ainsi que la quantité de la substance sèche par rapport au poids frais.

On sait encore que l'énergie assimilatrice d'une feuille verte n'est pas influencée par l'intensité de la transpiration, à la condition que la turgescence soit conservée.

La transpiration augmente avec la lumière ; par conséquent sous mes châssis elle ne pouvait pas s'opposer à l'influence de la lumière sur la production de la substance sèche. Il faut remarquer, en tout cas, que la transpiration sous les châssis était abaissée considérablement à cause de tranquillité relative de l'air. Le vent augmente beaucoup la transpiration (1) et c'est pourquoi les plantes qui se trouvaient à l'air libre transpiraient beaucoup plus énergiquement que les plantes du premier châssis, par exemple, malgré une petite différence dans l'intensité lumineuse.

On voit par toute cette description qu'avec les dispositifs adoptés l'intensité lumineuse était le facteur décisif dans la production de la substance sèche. La température était suffisamment réglée, les petits défauts de ce réglage ne pouvaient

(1) Voy., par exemple, les récentes recherches de M. B. E. Livingston : *The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation* (Carnegie Institution, Publ. N° 50. Washington, 1906).

qu'augmenter l'influence de la lumière et on peut en dire autant pour la transpiration.

Pendant toute la durée de l'expérience une humidité constante de la terre des pots est assurée par un arrosage approprié.

Pour une seule expérience je prends huit lots de plantules d'une même espèce ; j'en mets sept lots sous les différents châssis et je laisse le 8e à l'air libre.

L'expérience commence le même jour pour tous les pots, qui sont également retirés en même temps à la fin de l'expérience, c'est-à-dire au bout de dix à trente jours suivant les plantes.

A la fin de l'expérience je lave les plantules pour les débarrasser de toutes les particules de terre attachées aux racines. Je les sèche ensuite avec du papier filtre, je les pèse et j'en prends de chaque lot une portion pour déterminer le poids sec. Je découpe finement ces plantules en petits fragments, je les pèse et je les dessèche avec des précautions ordinaires à la température de 105°. Je fais cette dessiccation à la fois pour toutes les portions provenant d'une même expérience.

En même temps je détermine la longueur moyenne des plantules de chaque lot, et même dans certains cas, la longueur de la tige et de la racine séparément.

Ensuite je choisis des feuilles bien développées pour chaque lot de plantes et je fais l'analyse quantitative de la chlorophylle qu'elles renferment. J'opère de la manière suivante :

Je prends un poids déterminé de feuilles vivantes, je découpe finement ces feuilles et je les mets dans de petits flacons contenant un même volume d'alcool à 98 p. 100. Je conserve ces flacons à l'obscurité dans un endroit frais jusqu'à la décoloration complète des morceaux des feuilles, c'est ce qui arrive au bout de un à trois jours suivant la plante. J'étudie ensuite les extraits alcooliques du pigment ainsi obtenu à l'aide du spectroscope.

Cette méthode de préparation des extraits alcooliques de la chlorophylle ne peut être appliquée aux feuilles des Conifères, car, chez ces plantes, la chlorophylle dans les feuilles tuées par l'alcool se transforme rapidement en chlorophyllane. C'est pourquoi après les avoir découpées je broie immédiatement les feuilles des Conifères dans un mortier conte-

nant une petite quantité d'alcool et de magnésie calcinée en poudre jusqu'à leur décoloration complète. Je filtre ensuite le liquide et j'ajoute une certaine quantité d'alcool pour avoir un volume déterminé de l'extrait du pigment.

Les extraits alcooliques des feuilles de Conifères ainsi préparés se conservent à l'obscurité des jours sans aucune altération du pigment vert.

Je prends pour mes analyses des lots de feuilles égaux à 0,1 ou à 0,2 grammes et je prépare les extraits alcooliques avec 20 ou 40 centimètres cubes d'alcool.

La méthode spectroscopique appliquée aux analyses quantitatives du pigment était celle que j'ai employée antérieurement pour le même but (1).

Cette méthode consiste dans la détermination des épaisseurs des couches liquides provenant de deux solutions de chlorophylle qui donnent une même absorption de la lumière dans la partie rouge du spectre. Si l'on prend pour unité la concentration d'une de ces solutions, la concentration de l'autre sera déterminée par le rapport inverse entre les épaisseurs des couches liquides produisant une même absorption de la lumière de la première à la seconde solution.

La figure ci-dessus montre la disposition des appareils nécessaires (Voy. la figure 3).

Un prisme *p* est placé en face de la moitié *f* de fente du spectroscope *S*. Cette moitié *f* est éclairée par les rayons du bec Auer A qui avant d'arriver au prisme et y subir une réflexion totale (qui les renvoie dans le spectroscope) traversent une cuvette C à parois parallèles.

L'autre moitié de la fente, *f'*, est éclairée par les rayons du bec Auer A' qui traversent successivement le tube N et la lentille L. Cette dernière est fixée de façon à projeter l'image de l'ouverture *x* du tube N sur la moitié *f'* de la fente de spectroscope.

La lentille L est munie d'un diaphragme en œil de chat. Ce diaphragme est composé de deux plaques métalliques *a* et *a* qui se recouvrent l'une par l'autre quand on fait tourner la vis Q.

(1) Voy. mon article : *La concentration de chlorophylle, etc.* dans la Rev. gén. de Bot., 1908.

Ces plaques sont découpées de manière qu'elles laissent entre elles une ouverture carrée variable O ; la surface de cette ouverture peut être déterminée par le vernier *h* qui glisse sur l'echelle des divisions quand on tourne la vis Q.

En augmentant ou en diminuant l'ouverture de ce diaphragme on peut faire varier l'éclat de l'image *x* sur la fente. Dans mon expérience je règle l'ouverture du diaphragme de manière que la quantité de lumière qui tombe sur la moitié *f'*

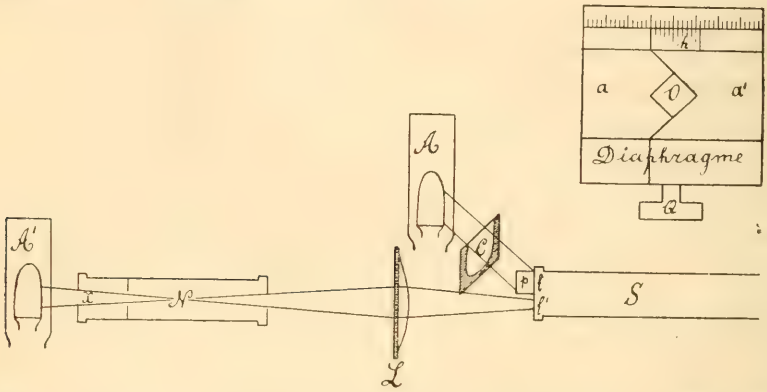


Fig. 3. — Disposition des appareils pour les analyses quantitatives de chlorophylle. (Voy. le texte.)

de la fente soit égale à la quantité de lumière envoyée par le prisme *p* sur l'autre moitié *f*.

On obtient ce résultat en observant au spectroscope l'éclat des spectres superposés provenant des deux becs Auer.

Quand l'appareil est réglé, on verse la solution de chlorophylle prise pour unité dans la cuvette C et la solution dont on fait l'analyse dans le tube N. Ce tube présente une disposition spéciale que j'ai décrite dans l'article cité (1) et qui permet de faire varier l'épaisseur de la couche liquide traversée par la lumière.

On fait alors varier cette épaisseur jusqu'à ce que l'absorption de lumière dans la partie rouge des deux spectres soit égale. On prend ensuite le rapport entre l'épaisseur de la couche liquide renfermé dans le tube N et celle de la couche liquide dans la cuvette C, ce qui permet de calculer la quantité relative du pigment pour la solution analysée.

(1) Rev. gén. de Bot., 1908.

Dans mes expériences l'épaisseur de la couche liquide renfermée dans la cuvette C était égale à 7 millimètres.

Comme solution unité j'ai employé un extrait alcoolique de 1 gramme de feuilles vivantes de Hêtre dans 100 centimètres cubes d'alcool. Pour préparer cette solution j'ai broyé des feuilles dans un mortier avec de l'alcool et de la magnésie calcinée en poudre.

Si l'on conserve un extrait alcoolique de feuilles de Hêtre ainsi préparé dans un endroit frais et à l'obscurité complète, la chlorophylle conserve ses propriétés optiques intactes pendant quatre ou six semaines.

Mais par précaution, c'est au bout de deux ou trois semaines que je remplace ma solution vieillie par une nouvelle. Cette dernière est faite avec la même quantité de feuilles et un peu moins d'alcool que la précédente ; je l'étudie alors comme il vient d'être expliqué et je l'amène par addition d'alcool à être identique à la solution unité.

Les épaisseurs de la couche liquide renfermée dans le tube N variaient dans mes analyses de 20 à 75 millimètres. Il est avantageux de préparer les extraits alcooliques à analyser de façon à obtenir une concentration deux ou trois fois plus faible que la concentration unité. J'ai fait mes analyses dans une chambre noire à l'aide d'un spectroscope de Thollon d'une très grande dispersion. La précision de mes analyses était égale à 0,005 de la concentration unité.

Je rapporte ensuite les quantités de chlorophylle ainsi obtenues à 1 gramme de poids frais de feuilles.

On peut se demander si cette unité est bien choisie, car dans divers autres cas on se sert de préférence du poids sec du tissu.

Il est évident que l'unité idéale pour les déterminations quantitatives de la chlorophylle serait le poids des chloroleucites. Mais comme il est impossible dans la pratique de s'en servir, nous sommes obligés de faire le choix entre le poids frais et le poids sec des feuilles. Voici les raisons pour lesquelles j'ai choisi le poids frais.

Comme on le sait, les feuilles qui ont poussé à une vive lumière ont le limbe beaucoup plus épais et la partie squelettique du

tissu beaucoup plus développée que les feuilles qui ont grandi à l'ombre. C'est pourquoi la quantité relative de substance sèche dans les premières feuilles est toujours plus grande que dans les secondes.

Ainsi, d'après les données de Géneau de Lamarlière (1), nous avons les proportions suivantes de substance sèche :

	Feuilles de vive lumière.	Feuilles de l'ombre.
Fagus.....	47 p. 100	37 p. 100.
Quercus.....	45 —	37 —
Salix.....	41 —	35 —

J'ai obtenu dans mes expériences des résultats du même ordre.

Supposons maintenant, pour préciser les idées, que nous ayons trouvé une même quantité de chlorophylle, α, dans 1 gramme de feuilles de vive lumière ainsi que dans 1 gramme de feuilles d'ombre. Soit la quantité de substance sèche par rapport au poids frais, comme ce n'est pas rare d'ailleurs dans mes expériences, pour le premier lot de feuille égale à 15 p. 100 et pour le second à 10 p. 100. Dans ce cas, en calculant la quantité de pigment par gramme de poids sec, nous avons : $\frac{\alpha . 100}{15}$ pour le premier lot et $\frac{\alpha . 100}{10}$ pour le second lot de feuilles.

On voit, d'après ces nombres, que grâce à la différence dans la quantité relative de substance sèche, les contenus en pigment égaux pour l'unité de poids frais deviennent inégaux pour l'unité de poids sec. Mais, comme nous l'avons remarqué, la quantité plus grande de la substance sèche dans les feuilles d'une vive lumière doit être attribuée au développement plus actif de la partie squelettique du tissu. Par conséquent, la quantité moindre de chlorophylle que nous trouvons dans notre exemple, pour ces feuilles, quand nous faisons des calculs par rapport au poids sec, n'est pas due à une diminution de chloroleucytes, mais à une augmentation de la masse inerte du tissu pour un même poids frais de feuilles.

L'erreur dans les déterminations de la chlorophylle, qui est

(1) Géneau de Lamarlière, *Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil* (Rev. gén. Bot., t. IV, 1892).

due aux variations dans le développement de la partie squelettique du tissu, est surtout sensible pour les feuilles des jeunes plantules qui renferment d'ordinaire de 5 à 15 p. 100 de substance sèche.

On peut corriger cette erreur en calculant, comme j'ai fait antérieurement (1), la quantité de pigment pour une même proportion de substance sèche. Je prends dans ce cas la proportion maxima que j'obtiens dans une série des lots appartenant à une même expérience. Dans l'exemple que nous avons indiqué la quantité de pigment par gramme de poids sec sera alors égale à $\frac{\alpha . 100}{15}$ pour les deux lots de feuilles.

Évidemment, on obtient ainsi les nombres exactement proportionnels aux quantités de pigment déterminées pour unité de poids frais de feuilles. Puisque ces nombres n'ont qu'un intérêt tout spécial et ne peuvent pas servir directement à des comparaisons de différentes espèces entre elles, j'ai renoncé dans ce mémoire aux calculs de ce genre. Je donne donc ici les quantités de chlorophylle rapportées au poids frais de feuilles, en considérant ces poids comme proportionnels à la quantité de la partie active du tissu. Je prends alors la quantité de chlorophylle renfermée dans 1 gramme de feuilles vivantes de Hêtre pour 100 et je calcule ensuite les quantités de ce pigment obtenues pour 1 gramme de feuilles chez mes plantules.

L'augmentation du poids sec des plantules est calculée pour 100 du poids sec des graines prises sans téguments. Le poids relatif de ces parties inertes des graines, comme on le sait, varie beaucoup chez les diverses espèces des plantes, ce qui rend impossible la comparaison directe de l'augmentation de substance sèche absolue chez les différentes espèces. Pour éviter cet inconvénient, j'ai déterminé alors préalablement le poids sec de 100 graines débarrassées de leur tégument et je rapporte ensuite le poids sec des plantules au poids sec des parties actives des graines ainsi obtenues.

(1) C. R. Acad. Sc. Paris, 23 décembre 1907.

RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

Premier groupe : plantes herbacées.

N° 1. — *Cannabis sativa.*

Trois expériences ont été faites avec cette plante. Les plantules, au moment de leur mise en expérience, n'avaient que leurs cotylédons ; le nombre des plantules dans un lot était égal à 10 ou 15. Les données des expériences sont réunies dans le tableau ci-dessous.

Afin de permettre au lecteur de se rendre compte d'un seul coup d'œil des résultats obtenus, j'ai tracé les courbes relatives

Canabis sativa.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 de poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	18	3,066	149	12,6	48,3
Durée : 9 j. (du 8 au 17 juillet).	β-α	21	3,083	151	11,7	51,8
Température moyenne du jour :	β-3α	27	4,866	295	11,0	51,8
15°,7.	β-5α	»	»	»	»	»
Rapport entre le nombre des	β-7α	26	4,183	248	10,8	51,8
journées claires et le nombre	β-9α	23	3,700	200	10,1	50,0
total des jours de l'expé-	β-27α	23	2,933	138	9,9	50,0
rience : 0,44.	β-54α	23	1,145	—7	6,2	50,0
Exp. n° 2.	β	30	5,565	352	11,7	41,2
Durée : 13 j. (du 6 au 19 août).	β-α	35	6,900	460	10,6	45,2
Température moyenne du jour :	β-3α	»	»	»	»	»
19°,1.	β-5α	40	7,033	472	10,5	46,6
Nombre relatif des journées	β-7α	42	6,885	461	10,0	48,3
claires : 0,46.	β-9α	40	4,913	300	9,0	48,3
	β-27α	34	3,300	168	8,5	46,6
	β-54α	34	1,971	59	7,4	45,2
Exp. n° 3.	β	35	13,900	1031	13,3	25,9
Durée : 15 jours (du 4 au 19 sep-	β-α	42	10,800	780	11,5	31,8
tembre).	β-3α	42	8,950	628	9,4	35,0
Température moyenne du jour :	β-5α	40	8,243	570	11,1	37,8
16°,4.	β-7α	40	7,910	541	10,6	40,0
Nombre relatif des journées	β-9α	38	7,150	480	10,4	43,7
claires : 0,73.	β-27α	33	5,875	377	10,1	35,0
	β-54α	31	4,050	230	9,1	32,6

aux variations du poids sec et de la chlorophylle chez les

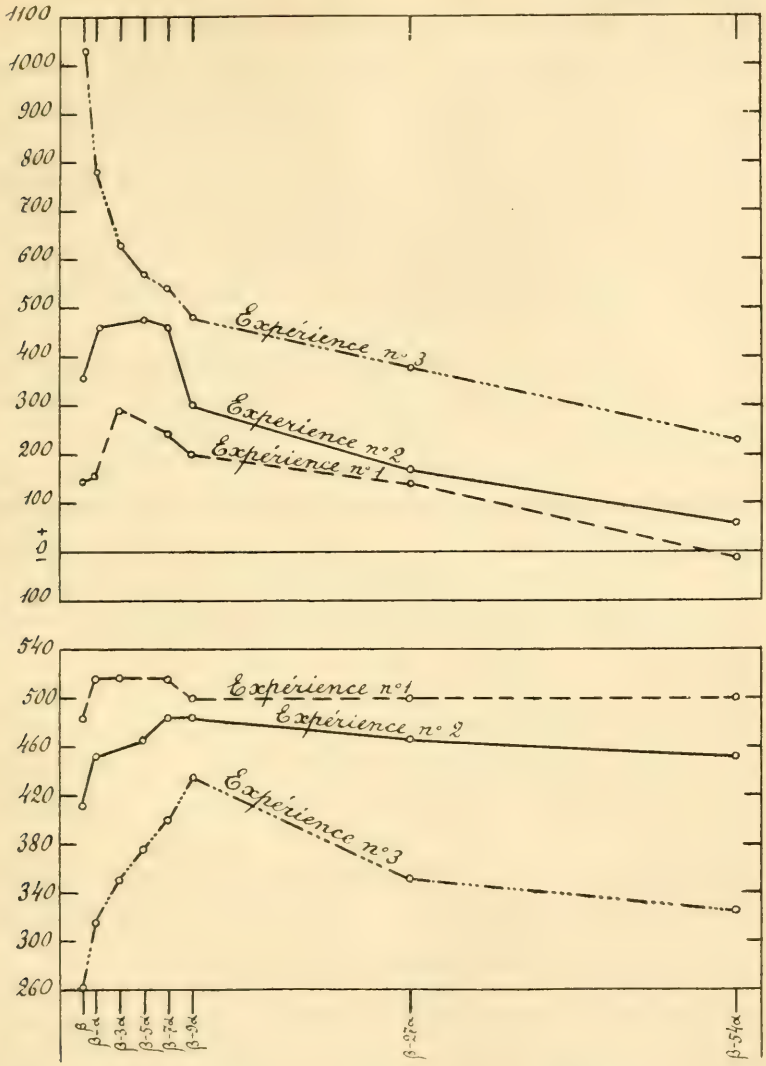


Fig. 4. — Variations du poids sec et de la chlorophylle à différentes intensités lumineuses. Sur l'axe des abscisses sont marqués les points correspondants aux différents degrés de l'atténuation croissante de la lumière du jour. Dans la partie supérieure de la figure, les ordonnées représentent l'augmentation du poids sec des plantules pour 100 du poids sec des graines, et dans la partie inférieure, elles représentent les quantités de chlorophylle pour 1 gramme de feuilles vivantes en millièmes de l'unité choisie (voir le texte).

plantules poussées sous les divers châssis (Voy. la fig. 4).

Les courbes relatives à la production de la chlorophylle

montrent nettement que la quantité maximum de pigment correspond à la lumière du jour plus ou moins atténuée. A partir de ce point maximum les courbes restent stationnaires ou elles descendent légèrement quand la lumière continue à diminuer; et, au contraire, elles descendent rapidement quand la lumière augmente. Les courbes des expériences n°s 1 et 2 sont presque identiques, ce qui correspond à ce fait que la proportion du nombre des journées ensoleillées au nombre total des jours est la même de part et d'autre (0,44 et 0,46). Au contraire, la courbe de l'expérience n° 3 est assez différente, ce qui tient à ce que le nombre relatif des journées claires a été lui-même très différent (0,73). Et c'est précisément cette courbe qui montre avec le plus de netteté la diminution considérable du pigment pour les plus fortes intensités lumineuses.

Ce fait est très important au point de vue théorique, car il nous montre que, suivant l'éclairement extérieur plus ou moins fort, une même plante au cours de son développement peut régler la quantité d'énergie lumineuse absorbée et ainsi écarter un excès de lumière en diminuant la quantité de chlorophylle.

Voyons maintenant les courbes relatives à l'augmentation du poids sec. On voit au premier coup d'œil que ces courbes présentent deux parties bien distinctes, l'une pour les lumières faibles, inférieures à l'éclat β-7 α, l'autre pour les lumières plus fortes.

Dans la première partie les ordonnées décroissent régulièrement quand la lumière s'affaiblit et les trois courbes, presque rectilignes, sont parallèles entre elles.

Mais à l'éclairement plus fort que β-7 α, les courbes n'ont pas toutes les trois la même marche. Les courbes relatives aux expériences n° 1 et n° 2 passent par un point maximum et ensuite descendent quand la lumière continue à augmenter, tandis que la courbe relative à l'expérience n° 3 monte constamment avec l'intensité lumineuse.

Étudions d'abord les premières. La similitude des courbes n° 1 et n° 2 relatives aux poids secs est la conséquence naturelle de la similitude des courbes correspondantes relatives à la production de la chlorophylle. Il existe cependant une différence,

c'est que pour l'une (n° 1) le maximum correspond à l'éclairement β-3α et pour l'autre (n° 2) à β-5α. Ceci tient sans doute à ce que la température moyenne était plus élevée pendant l'expérience n° 2 (19°,1) que pendant l'expérience n° 1 (15°,7). Ce qui donne à penser, et d'autres expériences signalées plus loin confirment cette idée, que toutes les autres conditions étant supposées égales, le maximum de substance sèche produite correspond à un éclairement d'autant plus faible que la température est plus élevée. En d'autres termes, la production maximum de substance sèche demande d'autant moins d'énergie lumineuse absorbée que la température est plus élevée.

Les courbes relatives aux expériences n° 1 et n° 2 mettent en évidence un autre fait, c'est qu'un excès d'éclairement fait diminuer la production de substance sèche. Mais la courbe relative à l'expérience n° 3 montre, au contraire, que le poids sec augmente constamment avec l'éclairement jusqu'à l'éclat β. Ajoutons que, pendant cette expérience, les plantes ont été d'autant plus éclairées que le nombre relatif des journées ensoleillées a été de 0,73 au lieu de 0,44 comme dans l'expérience n° 1. Il y a d'autant plus d'intérêt à comparer les expériences n° 1 et n° 3, qu'elles ont été faites à des températures sensiblement égales (15°,7 et 16°,4). La marche différente des courbes des poids secs dans ces deux expériences est corrélative de la marche des courbes relatives au contenu en chlorophylle. Les plantes de l'expérience n° 3 contiennent, comme nous l'avons vu, beaucoup moins de chlorophylle, aux plus forts éclairements, que celles de l'expérience n° 1. Prenons, en effet, le rapport entre les quantités de chlorophylle chez les plantes de l'expérience n° 1 et celles de l'expérience n° 3. A l'air libre et dans les châssis les plus éclairés ce rapport est respectivement 1,9 (air libre), 1,7 (1er châssis) et 1,6 (2e châssis). On voit donc que pour les lots les plus éclairés les plantes de l'expérience n° 3 renferment de une fois et demie à deux fois moins de chlorophylle que celles de l'expérience n° 1. Si dans cette dernière il y a une diminution de poids sec aux éclairements β et β-α, cela tient sans doute à une absorption de radiations lumineuses trop forte et désavantageuse. Cet excès n'existe pas pour les plantes de l'expérience n° 3, à cause de leur faible contenu

en chlorophylle, et par suite la production de matière sèche peut constamment augmenter jusqu'à l'éclairement β.

La quantité de substance sèche par rapport au poids frais de la plante, comme on le voit d'après les nombres du tableau, diminue progressivement avec la lumière. Mais la longueur des plantes présente un maximum dans certains châssis qui reçoivent la lumière du jour atténuée; elle est moindre pour les éclairements plus forts ou plus faibles.

Si l'on mesure séparément la longueur de la tige et celle de la racine, on constate une différence très caractérisque pour le développement de ces deux organes.

Je donne ici les résultats de ces mesures faites pour les plantes de l'expérience n° 3 :

	Longueur moyenne en centimètres.	
	Tige.	Racine.
β	13	22
β-α	22	20
β-3α	22	20
β-5α	20	20
β-7α	21	19
β-9α	20	18
β-27α	19	14
β-54α	20	11

On voit par ces nombres que la longueur de la tige augmente rapidement dès que la lumière du jour est un peu atténuée; puis elle diminue très légèrement quand la lumière continue à s'affaiblir. Au contraire, le plus fort développement de la racine correspond aux plantes le plus fortement éclairées; ensuite la longueur diminue constamment avec la lumière. Le développement de la racine n'est pas influencé directement par la lumière; il a pour cause le transport dans cette racine des substances organiques élaborées dans les feuilles. Au contraire, le développement de la tige est influencé directement par la lumière. Comme on le voit par les nombres ci-dessus, une forte lumière ralentit le développement de la tige; par conséquent, une plus grande partie des substances élaborées dans les feuilles peuvent être transportées dans la racine, et c'est pourquoi on trouve chez les plantes poussées à une vive lumière la racine le mieux développée. Mais quand l'éclairement extérieur s'affaiblit, la plus grande partie des substances organiques est incorporée à

l'endroit même de leur élaboration, c'est-à-dire dans les feuilles et dans la tige; ces organes se développent alors davantage tandis que la croissance de la racine s'affaiblit de plus en plus à cause de l'insuffisance des substances plastiques reçues.

On voit donc qu'à partir d'un éclairement moyen (de β-α à β-3α sensiblement) qui correspond à un développement harmonique de la tige et de la racine, la croissance réciproque de ces organes change à l'avantage de la racine quand la lumière augmente et à l'avantage de la tige quand l'éclairement diminue. Par conséquent, le développement de la racine peut donner quelques indications sur l'intensité de l'éclairement extérieur sous lequel a poussé une plante donnée.

La longueur totale des plantes dans les deux premières expériences correspond sensiblement à l'augmentation du poids sec. Cette coïncidence n'existe pas pour les plantes de l'expérience n° 3; nous avons vu précédemment que pour cette expérience c'est à la lumière du jour non atténuée que correspond le poids sec le plus considérable. Mais le développement total maximum de la plante correspond toujours à une certaine atténuation de la lumière du jour.

La production maximum de substance sèche ne se traduit donc pas toujours par une taille correspondante de la plante; un vif éclairement extérieur, comme on le voit, ralentit la croissance et produit une accumulation de substances organiques vraisemblablement inactives.

N° 2. — *Helianthus annuus.*

Deux expériences ont été faites avec des plantules de sept jours. Les plantules, au nombre de 10 pour chaque lot, n'avaient pas d'autres feuilles que leurs cotylédons. Les résultats des expériences sont donnés dans le tableau ci-contre :

Helianthus annuus.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	35	16,65	225	7,0	24,6
Durée : 14 j. (du 6 au 20 août).	β-α	38	13,40	161	6,0	25,9
Température moyenne du jour :	β-3α	38	13,02	153	5,8	25,9
18°,7.	β-5α	38	14,18	176	6,5	26,4
Nombre relatif des journées	β-7α	43	13,30	159	5,7	26,4
claires : 0,43.	β-9α	»	»	»	»	
	β-27α	41	12,82	150	5,2	25,9
	β-54α	40	9,14	78	4,3	25,0
Exp. n° 2.	β	37	16,68	225	7,0	19,4
Durée : 14 jours (du 4 au 18 sep-	β-α	44	13,39	161	6,2	21,4
tembre).	β-3α	43	13,04	154	6,5	26,8
Température moyenne du jour :	β-5α	42	12,94	152	5,8	24,5
16°,4.	β-7α	42	13,25	158	6,1	25,4
Nombre relatif des journées	β-9α	42	11,69	128	5,5	24,5
claires : 0,71.	β-27α	37	8,28	61	5,3	25,0
	β-54α	35	5,97	16	4,1	22,2

Comme on le voit d'après les nombres du tableau, le poids sec maximum correspond au plus fort éclairement dans les deux expériences. On observe ensuite une diminution brusque de ce poids chez les plantes poussées dans le châssis dont les parois de verre ne sont recouvertes d'aucun papier. Il est peu probable que cette diminution soit due exclusivement à l'affaiblissement de la lumière, car les plantes poussées aux éclairements encore plus faibles (β-3α, β-5α, β-7α) ont augmenté leur poids sec sensiblement dans la même proportion que les lots placés sous le premier châssis (β-α).

Comme nous l'avons remarqué plus haut, il existe une grande différence de l'énergie transpiratoire entre les plantes poussées à l'air libre et celles développées sous les châssis à cause de la tranquillité de l'air sous ces derniers. Il est légitime alors d'attribuer, au moins en partie, la diminution brusque du poids sec chez les plantes poussées sous le premier châssis en comparaison avec des plantes développées à l'air libre, non à l'affai-

blissement de la lumière, mais à une diminution considérable de la transpiration.

La production de chlorophylle chez l'*Helianthus* suit la même marche que chez le *Cannabis*. La quantité maximum de pigment correspond à la lumière du jour plus ou moins fortement atténuée et elle diminue aussi bien quand la lumière augmente que quand elle s'affaiblit.

En outre, comme nous l'avons vu chez le Chanvre, cette diminution se fait plus rapidement quand la lumière augmente et elle est plus marquée dans l'expérience n° 2 dont le nombre des journées claires a été plus considérable que dans l'expérience n° 1. Il est intéressant de remarquer aussi que le maximum de la production de chlorophylle pour l'expérience n° 1 correspond à un éclairement plus faible que pour l'expérience n° 2. Ce fait s'explique probablement par l'influence de la température, plus élevée pour l'expérience n° 1 (18°,7 au lieu de 16°,4).

Si l'on compare l'*Helianthus* avec le *Cannabis* au point de vue de la production du pigment vert, on trouve que la première plante est beaucoup plus pauvre en chlorophylle que la seconde. On remarque en même temps que la diminution de pigment sous l'influence d'un plus fort éclairement du jour est beaucoup plus considérable chez le Chanvre que chez le Soleil.

Comparons, par exemple, les plantes poussées à l'air libre respectivement pour des expériences faites simultanément sur ces espèces.

Nombre relatif des journées claires.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.			
De 0,43 à 0,46	Chanvre...	41,2	Soleil...	24,6
0,71 à 0,73	— ...	25,9	— ...	19,4

On voit donc que quand le nombre des jours ensoleillés augmente dans le rapport de 1 à 1,6, la quantité de pigment est réduite aux 63 centièmes de sa valeur chez le Chanvre et aux 83 centièmes seulement chez le Soleil.

Ce fait nous montre que chez la plante relativement pauvre en pigment les variations quantitatives de ce dernier sous l'influence de la lumière sont moins prononcées que chez la plante riche en chlorophylle.

La longueur des plantes ainsi que les longueurs respectives de la tige et de la racine suivent les mêmes règles que pour le Chanvre.

N° 3. — *Lupinus albus.*

Trois expériences ont été faites en partant de plantules qui n'avaient encore que des cotylédons vert jaunâtre. Le nombre des plantules dans chaque lot était égal à 10. Les résultats des expériences sont exposés dans le tableau ci-dessous.

Lupinus albus.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de la substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	35	44,66	34	8,2	»
Durée : 14 j. (du 10 au 24 juillet).	β-α	38	39,86	19	8,3	»
Température moyenne du jour : 16°,5.	β-3α	38	36,66	10	9,5	»
Nombre relatif des journées claires : 0,57.	β-5α	»	34,64	4	10,1	»
	β-7α	37	36,16	8	9,1	»
	β-9α	31	30,34	— 9	10,8	»
	β-27α	35	30,58	— 9	10,8	»
	β-54α	35	30,12	—10	7,6	»
Exp. n° 2.	β	38	44,84	34	9,5	31,1
Durée : 20 j. (du 6 au 26 août).	β-α	38	38,94	16	9,4	29,8
Température moyenne du jour : 17°,6.	β-3α	38	42,96	29	9,8	30,4
Nombre relatif des journées claires : 0,40.	β-5α	40	41,18	23	10,5	32,6
	β-7α	»	»	»	»	»
	β-9α	32	37,60	13	8,9	31,8
	β-27α	34	29,96	—10	8,8	31,8
	β-54α	33	29,72	—11	9,3	31,8
Exp. n° 3.	β	31	41,88	25	12,2	22,2
Durée : 21 jours (du 4 au 25 septembre).	β-α	38	47,00	41	10,7	25,4
Température moyenne du jour : 16°,2.	β-3α	43	50,96	53	11,5	27,0
Nombre relatif des journées claires : 0,81.	β-5α	38	50,80	53	11,4	27,0
	β-7α	38	42,54	27	10,6	27,0
	β-9α	40	43,08	29	10,4	»
	β-27α	40	38,02	14	10,4	27,0
	β-54α	40	31,20	— 7	9,0	26,6

Comme on le voit d'après le tableau précédent, l'augmentation maximum du poids sec pour les deux premières expé-

riences correspond à la lumière du jour non atténuée, tandis que pour l'expérience n° 3 on l'observe à un éclairement sans doute intermédiaire entre β-3α et β-5α. Si l'on compare le nombre des journées claires, on trouve que ce nombre est pour l'expérience n° 3 à peu près 2 fois plus grand que pour les expériences n° 1 et n° 2. Par conséquent, les plantes de la troisième expérience étaient beaucoup plus fortement éclairées que celles des deux autres.

A cause de ce fort éclairement, la production de la substance sèche a présenté son maximum à une lumière du jour atténuée.

Mais, comme nous l'avons vu chez le Chanvre, la production de la substance sèche dépend non seulement de l'intensité de l'éclairement extérieur, mais aussi de l'absorption de la lumière par les feuilles. Nous avons constaté que, quand l'éclairement du jour augmente, la plante diminue sa quantité de pigment vert dans les feuilles et ainsi écarte en partie l'influence défavorable d'une trop vive lumière.

Le Lupin présente le même phénomène puisque les plantes de l'expérience n° 3 sont plus pauvres en chlorophylle que les plantes de l'expérience n° 2. Notons, cependant, que chez le Lupin cette diminution se fait dans une proportion moindre que chez le Chanvre. Ainsi, chez les plantes de l'expérience n° 3 développées à l'air libre la quantité de pigment a diminué dans le rapport de 31,1 : 22,2 = 1,4, tandis que le nombre des journées claires est double de ce qu'il était dans l'expérience n° 2. Il est probable alors, que les plantes de l'expérience n° 3 absorbaient plus de lumière que les plantes de l'expérience n° 2 et l'influence défavorable d'un excès de lumière n'était pas suffisamment écartée chez les lots de plantes poussées à l'air libre et sous le premier châssis.

La production de la chlorophylle chez le Lupin suit la même loi que chez les espèces précédentes. Mais à partir du point maximum les quantités du pigment s'abaissent très lentement quand la lumière continue à diminuer.

La longueur totale des plantes atteint son maximum à la lumière du jour plus ou moins fortement atténuée et elle diminue ensuite quand la lumière augmente ou s'affaiblit.

Voici maintenant les résultats des mesures relatives à la tige et à la racine pour les plantes des expériences n° 2 et n° 3.

	Longueur moyenne en centimètres.			
	Exp. n° 2.		Exp. n° 3.	
Intensités lumineuses.	Tige.	Racine.	Tige.	Racine.
β	18	20	16	15
β-α	22	16	18	20
β-3α	22	16	18	25
β-5α	35	15	18	20
β-7α	»	»	20	18
β-9α	22	10	20	20
β-27α	24	10	21	18
β-54α	24	9	24	16

Pour expliquer ces nombres, il faut rappeler que l'éclairement général pendant l'expérience n° 3 est deux fois plus grand que pendant l'expérience n° 2. Les nombres relatifs à cette dernière expérience montrent que la longueur de la racine diminue progressivement avec la lumière ; mais la longueur de la tige au commencement augmente jusqu'à un maximum correspondant à l'éclairement β-5 α et diminue ensuite quand la lumière continue à s'affaiblir. Nous avons constaté le phénomène analogue pour le Chanvre.

Au contraire, les nombres relatifs à l'expérience n° 3 montrent que la longueur de la tige augmente constamment avec la diminution de la lumière ; et c'est la longueur de la racine, qui au commencement augmente, puis diminue aux éclairements moindres. On pourrait croire qu'il y a contradiction entre ces deux résultats. Il n'en est rien, car sous l'influence d'un fort éclairement général pendant l'expérience n° 3, l'optimum de lumière utile à la tige est réparti dans un châssis à lumière plus atténuée que pour l'expérience n° 2. D'autre part, l'action retardatrice de ce même éclairement intense sur la production de substance sèche chez les plantes le mieux éclairées (β, β-α) appartenant à l'expérience n° 3 s'est manifestée aussi par un développement relativement faible de la racine chez ces plantes.

Contrairement à ce que nous avons constaté pour le Chanvre et pour le Soleil, la quantité de substance sèche par rapport au poids frais chez le Lupin augmente jusqu'à un maximum

quand la lumière diminue et ensuite baisse quand la lumière continue à s'affaiblir (exp. n° 1 et n° 2).

N° 4. — *Pisum sativum.*

Trois expériences ont été faites avec des plantules dont les tiges après la germination n'avaient que 3-4 centimètres de longueur. Le nombre des plantules dans chaque lot est égal à 10. Le tableau ci-dessous montre les résultats de ces expériences.

Pisum sativum.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	34	20,12	25	12,3	»
Durée : 13 j. (du 10 au 23 juill.)	β-α	35	15,72	— 3	11,0	»
Température moyenne du jour :	β-3α	36	19,20	19	10,8	»
16°,3.	β-5α	38	20,04	24	11,1	»
Nombre relatif des journées	β-7α	38	23,50	46	11,4	»
claires : 0,61.	β-9α	38	20,80	29	11,3	»
	β-27α	38	20,46	27	11,1	»
	β-54α	42	14,00	—13	7,6	»
Exp. n° 2.	β	42	20,96	30	12,1	32,6
Durée : 17 j. (du 6 au 23 août).	β-α	43	17,38	8	11,2	35,7
Température moyenne du jour :	β-3α	52	18,43	14	11,5	35,7
16°,0.	β-5α	55	22,13	37	10,5	35,0
Nombre relatif des journées	β-7α	50	20,92	30	11,1	35,0
claires : 0,35.	β-9α	50	18,30	13	11,2	35,0
	β-27α	50	16,27	1	9,5	»
	β-54α	50	14,47	—10	9,3	36,8
Exp. n° 3.	β	36	20,45	27	12,5	28,0
Durée : 16 j. (du 4 au 20 sep-	β-α	50	20,05	24	11,3	29,0
tembre).	β-3α	45	21,60	34	11,0	31,8
Température moyenne du jour :	β-5α	46	22,55	40	11,5	32,6
16°,3.	β-7α	45	19,33	20	10,1	35,8
Nombre relatif des journées	β-9α	46	19,19	19	10,2	36,8
claires : 0,75.	β-27α	51	18,20	13	9,5	38,8
	β-54α	50	16,34	1	8,4	42,4

Les courbes ci-jointes (Voy la fig. 5) représentent les variations du poids sec et de la chlorophylle, suivant l'éclairement.

Comme on le voit d'après ces courbes, la production de

susbstance sèche chez le *Pisum* baisse brusquement quand la lumière varie de β à β-α. Comme nous l'avons remarqué déjà pour le Soleil, cet abaissement n'est pas dû exclusivement à

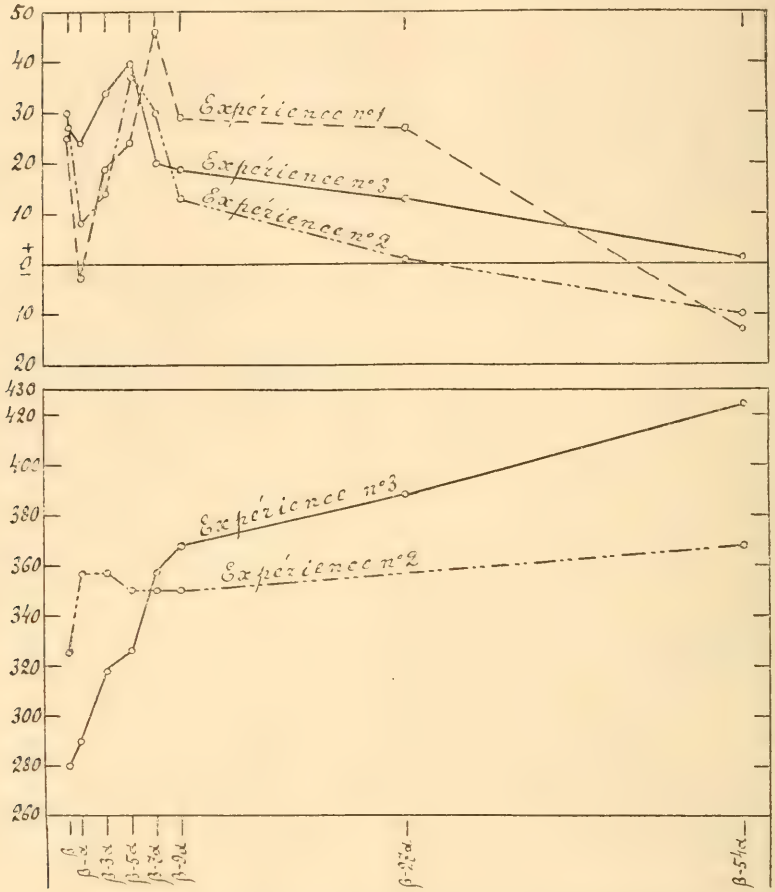


Fig. 5. — Dans la partie supérieure de la figure les courbes représentent les variations du poids sec des plantes et dans la partie inférieure elles représentent les contenus en chlorophylle, suivant l'éclairement. Pour les détails, voir la légende de la figure 4.

cette diminution de la lumière, car ensuite toutes les courbes remontent et atteignent leur point maximum à l'éclairement beaucoup plus faible, β-5 α ou β-7 α. Il est bien probable alors que la diminution brusque du poids sec chez les plantes poussées sous le premier châssis provient de la diminution considérable de la transpiration due à la tranquillité de l'air sous les châssis.

Les courbes montrent également que la production maximum de substance sèche chez le *Pisum*, correspond à la lumière du jour considérablement atténuée, même quand le nombre relatif des journées ensoleillées ne dépasse pas la moitié de la durée de l'expérience. L'influence défavorable d'une lumière trop vive sur l'augmentation de la substance sèche se manifeste chez cette plante d'une manière tout à fait nette.

La quantité de chlorophylle contenue dans les feuilles augmente quand la lumière s'affaiblit, au commencement, d'une manière rapide, et ensuite plus lentement; ce phénomène est surtout nettement marqué chez les plantes de l'expérience n° 3.

Il est intéressant de comparer à ce point de vue les résultats des expériences n° 2 et n° 3. La température moyenne du jour pour ces deux expériences est presque la même (16° et 16°,3); au contraire, le nombre relatif des journées claires est plus de deux fois plus grand dans l'expérience n° 3 que dans l'expérience n° 2. Aussi, pour les intensités lumineuses β, β-α, β-3 α, β-5 α la quantité de pigment vert est beaucoup moindre chez les plantes de l'expérience n° 3 que chez celles de l'expérience n° 2; au contraire, à des intensités lumineuses β-7 α, β-9 α, β-27 α et β-54 α, ce sont les plantes de l'expérience n° 3 qui contiennent les quantités plus considérables de chlorophylle.

Si nous comparons maintenant les courbes représentant la production de substance sèche relatives à ces deux expériences, nous constatons que, malgré leur plus faible contenu en chlorophylle, les plantes de l'expérience n° 3 ont produit, en seize jours, une quantité un peu plus grande de substance sèche que les plantes de l'expérience n° 2, en dix-sept jours, aux éclairements β-α, 3 α et β-5 α. A l'éclairement β-7 α ce sont les plantes de l'expérience n° 2 qui sont plus riches en substance sèche. Mais aux éclairements β-9 α, β-27 α et β-54 α ce sont de nouveau les plantes de l'expérience n° 3 qui produisent plus de substance sèche en comparaison avec les plantes de l'expérience n° 2.

Quand on regarde les deux couples des courbes, l'un relatif à la production de la chorophylle et l'autre relatif à la l'augmentation du poids sec, on remarque que les courbes se croisent

dans le premier couple inversement au croisement de celles appartenant au second couple.

La diminution du pigment vert dans les feuilles, au point de vue de la production de la substance sèche, est donc avantageuse pour la plante quand la lumière est forte ; au contraire, à un éclairement relativement faible, ce sont les plantes les plus riches en chlorophylle qui produisent une quantité plus grande de substance sèche.

En ce qui concerne la quantité de substance sèche rapportée au poids frais, elle atteint son maximum chez les plantes les mieux éclairées ; quand la lumière diminue, elle diminue aussi un peu, et reste sensiblement constante de l'éclairement β-α jusqu'à l'éclairement β-9α ou même β-27α. Et c'est seulement à partir de ce dernier eclairement que la quantité relative de la la substance sèche commence à diminuer de nouveau avec la lumière.

La longueur totale des plantes augmente assez lentement quand la lumière diminue ou passe par un maximum qui correspond à la lumière du jour atténuée (Voy. le tableau). On observe ce dernier phénomène dans le cas où l'éclairement du jour est relativement faible (exp. n° 2).

Voici enfin les longueurs de la tige et de la racine mesurées séparément pour les plantes de l'expérience n° 1.

Intensités lumineuses.	Longueur moyenne en centimètres. Tige.	Racine.
β	14	20
β-α	18	17
β-3α	20	16
β-5α	23	15
β-7α	23	15
β-9α	22	16
β-27α	25	12
β-54α	30	12

Comme on le voit d'après ces nombres, la longueur de la tige s'accroît constamment tandis que celle de la racine diminue aussi constamment quand la lumière s'affaiblit.

N° 5. — *Triticum vulgare.*

Trois expériences ont été faites avec des plantules de 4 à 5 centimètres de longueur. Le nombre des plantules dans chaque lot est égal à 50. Les résultats des expériences sont donnés dans le tableau ci-dessous :

Triticum vulgare.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	45	6,766	55	13,2	»
Durée : 12 jours (du 8 au 20 juillet).	β-α	46	6,940	59	12,2	»
Température moyenne du jour : 15°,8.	β-3α	46	7,046	61	12,6	»
Nombre relatif des journées claires : 0,41.	β-5α	46	6,440	48	12,5	»
	β-7α	46	9,480	117	12,5	»
	β-9α	46	7,354	68	11,3	»
	β-27α	48	5,733	31	11,1	»
	β-543	50	4,666	7	8,4	»
Exp. n° 2.	β	47	5,415	24	14,6	41,2
Durée : 16 j. (du 6 au 22 août).	β-α	52	5,560	27	12,6	40,0
Température moyenne du jour : 18°,0.	β-3α	58	5,605	28	12,8	41,2
Nombre relatif des journées claires : 0,37.	β-5α	58	5,280	21	12,9	41,2
	β-7α	58	5,755	32	12,4	42,4
	β-9α	58	5,165	18	11,8	43,7
	β-27α	58	4,975	14	11,9	43,7
	β-54α	58	4,705	8	11,2	42,4
Exp. n° 3.	β	46	11,070	154	16,8	»
Durée : 20 j. (du 4 au 24 septembre).	β-α	60	14,900	242	14,9	29,8
Température moyenne du jour : 16°,0.	β-3α	60	13,200	203	13,6	31,1
Nombre relatif des journées claires : 0,80.	β-5α	60	13,710	215	13,5	35,0
	β-7α	62	13,640	212	14,2	31,1
	β-9α	63	13,000	198	11,2	29,2
	β-27α	55	7,300	67	11,8	28,0
	β-54α	55	6,530	50	15,5	26,9

Les nombres du tableau montrent que le maximum d'augmentation du poids sec correspond à la lumière du jour atténuée. On observe ce maximum pour l'expérience n° 3 à l'éclairement β-α et pour les deux autres à l'éclairement β-7 α.

Il est intéressant de comparer l'augmentation absolue du

poids sec des plantes de l'expérience n° 1 avec celles de l'expérience n° 2. Les nombres des journées claires pour ces deux expériences sont sensiblement voisins (0,41 et 0,37); par conséquent l'éclairement du jour a été presque le même. Au contraire, la température moyenne du jour a été sensiblement plus élevée pendant l'expérience n° 2 (18°) que celle de l'expérience n° 1 (15°,8). En outre, la durée de l'expérience n° 1 a été beaucoup plus courte que celle de l'expérience n° 2 (douze et seize jours). On pourrait s'attendre dès lors à ce que les plantes de l'expérience n° 2 produisent une quantité de substance sèche plus considérable que les plantes de l'expérience n° 1. En réalité, c'est l'inverse qui s'est produit à toutes les intensités lumineuses, excepté celle qui est égale à β-54 α.

Ce fait nous montre que chez le blé il existe pour la production de la substance sèche une température optimum qui est relativement basse.

La quantité de chlorophylle chez le blé s'élève jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et ensuite baisse quand la lumière continue à s'affaiblir. Ce phénomène est surtout prononcé chez les plantes de l'expérience n° 3 où l'éclairement du jour était relativement très fort. On voit, en outre, que les plantes de cette dernière expérience sont sensiblement plus pauvres en chlorophylle que celles de l'expérience n° 2 où l'éclairement général du jour est relativement faible.

La quantité de substance sèche par rapport au poids frais diminue constamment avec la lumière. La longueur totale des plantes augmente d'abord, puis diminue à mesure que l'intensité lumineuse est plus atténuée.

N° 6. — *Avena sativa.*

Trois expériences ont été faites avec des plantules dont la longueur était de 4 à 5 centimètres. Le nombre des plantules dans chaque lot était de 50. Le tableau ci-après montre les résultats des expériences :

Avena sativa.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	40	3,652	74	»	»
	β-α	40	4,592	118	»	»
Durée : 14 j. (du 8 au 22 juillet).	β-3α	40	5,960	183	»	»
	β-5α	40	5,144	144	»	»
Température moyenne du jour : 16°,0.	β-7α	42	5,100	142	»	»
	β-9α	41	4,848	130	»	»
Nombre relatif des journées claires : 0,43.	β-27α	41	3,868	84	»	»
	β-54	42	1,848	— 12	»	»
Exp. n° 2.	β	»	»	»	»	»
	β-α	52	3,230	53	13,2	35,0
Durée : 15 j. (du 6 au 21 août).	β-3α	50	3,370	60	11,4	35,0
Température moyenne du jour : 18,3.	β-5α	54	3,716	77	12,3	35,0
	β-7α	53	3,546	68	12,9	32,6
Nombre relatif des journées claires : 0,33.	β-9α	55	3,310	57	12,9	31,8
	β-27α	52	3,350	59	11,9	31,1
	β-54α	50	2,430	16	11,0	28,0
Exp. n° 3.	β	45	5,220	148	12,4	29,2
	β-α	45	5,105	143	11,7	31,1
Durée : 19 j. (du 4 au 23 septembre).	β-3α	45	5,330	153	12,6	31,8
	β 5α	47	5,760	173	11,9	31,1
Température moyenne du jour : 16°,0.	β-7α	48	5,560	164	11,7	31,1
	β-9α	53	6,775	222	11,7	29,2
Nombre relatif des journées claires : 0,78.	β-27α	52	5,145	145	10,1	»
	β-54α	51	3,590	70	8,0	29,2

Les courbes ci-jointes représentent la production de substance sèche, suivant l'éclairement (Voy. la figure 6).

Chez l'Avoine, comme chez le Blé, le maximum d'augmentation du poids sec correspond à la lumière du jour atténuée. Il est intéressant de comparer à ce point de vue les résultats de l'expérience n° 2 avec ceux de l'expérience n° 3. Le nombre relatif des journées ensoleillées pendant cette dernière expérience est environ deux fois et demie plus grand que pour l'expérience n° 2; par conséquent, l'éclairement du jour a été beaucoup plus fort. Mais la quantité de chlorophylle chez les plantes n° 3 est presque aussi grande que chez les plantes n° 2. Il est évident alors que les plantes de l'expérience n° 3 absor-

baient sensiblement plus de lumière que les plantes de l'expérience n° 2. C'est pourquoi le maximum du poids sec qui correspond pour l'expérience n° 2 à l'éclairement β-5 α est réalisé

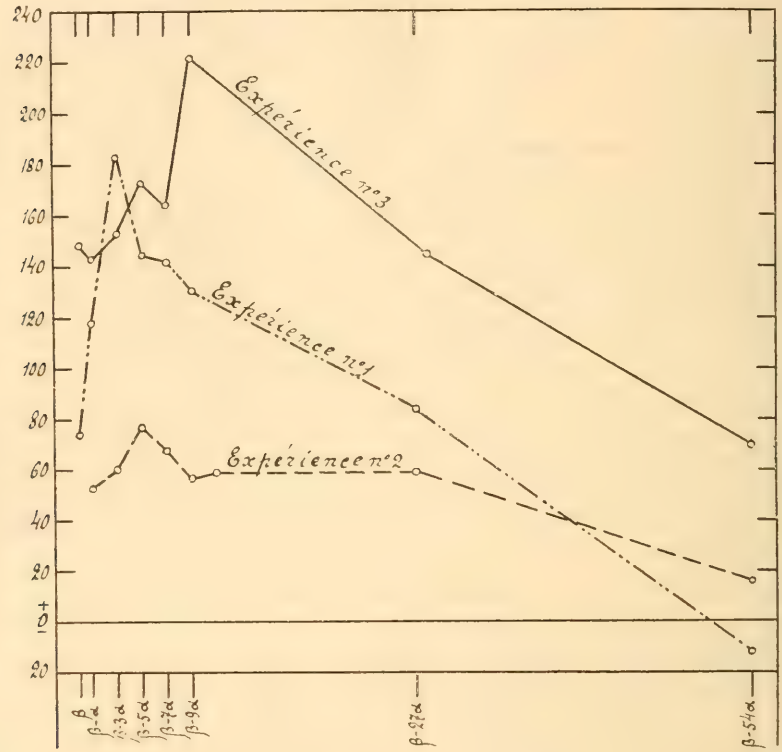


Fig. 6. — Variations du poids sec chez les plantules d'*Avena sativa* suivant l'éclairement. Sur l'axe des abscisses sont marqués les points correspondant à l'atténuation croissante de la lumière du jour. Les ordonnées représentent l'augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.

pour l'expérience n° 3 dans le châssis à lumière plus atténuée (β-9 α).

En ce qui concerne la longueur totale des plantes ainsi que la quantité relative de la substance sèche, l'Avoine ne diffère guère du Blé.

Résumé des résultats des expériences sur le premier groupe de plantes.

Nous avons constaté que la production de substance sèche augmente avec la lumière jusqu'à un maximum et baisse ensuite

quand l'éclairement continue à s'accroître. Ce point maximum correspond à une intensité lumineuse différente, suivant la température, la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles et aussi suivant l'espèce considérée.

Nous avons constaté aussi que la quantité de chlorophylle dans les feuilles d'une même plante varie et que la lumière exerce une influence directe sur ces variations. Pour faire une comparaison des différentes plantes entre elles, je joins ici un tableau qui renferme les données des analyses quantitatives du pigment.

Par rapport à l'intensité lumineuse du jour, je divise toutes les expériences faites en deux séries. La première série comprend les expériences faites à un éclairement relativement faible, caractérisé par ce fait que le nombre des journées ensoleillées variait entre 0,30 et 0,50 du nombre total de jours que l'expérience a duré ; la seconde série est composée des expériences faites à un éclairement relativement fort caractérisé par le rapport de 0,70 à 0,80 des journées claires au nombre total des jours.

Dans une même série je distingue deux cas : celui où la température moyenne du jour varie de 15°,5 à 17° et celui où elle est comprise entre 17°,5 et 19°.

Je donne ensuite pour chaque expérience séparée le degré d'atténuation de la lumière du jour à laquelle correspondent les quantités minima et maxima de pigment renfermé dans les feuilles. En outre, je donne aussi pour chaque expérience, les nombres obtenus en prenant une moyenne entre les quantités de chlorophylle aux différents degrés d'atténuation de la lumière du jour, de β à β-54α.

NOMS DES PLANTES	Nombre relatif des journées claires.	TEMPÉRATURE MOYENNE DU JOUR 15°,5 — 17°					17°,5 — 19°				
		Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.									
		Quantités minima.	Intensités lumin. correspondant.	Quantités moyennes.	Quantités maxima.	Intensités lumin. correspondant.	Quantités minima.	Intensités lumin. correspondant.	Quantités moyennes.	Quantités maxima.	Intensités lumin. correspondant.
Helianthus annuus.	1re Sér. : 0,30-0,50	»	»	»	»	»	24,6	β	25,7	26,4	β-5α
Lupinus albus.....		»	»	»	»	»	29,8	β-α	31,3	32,6	β-5α
Avena sativa.....		»	»	»	»	»	»	»	32,6	35,0	β-5α
Pisum sativum....		32,6	β	35,1	36,8	β-54α	»	»	»	»	»
Triticum vulgare...		»	»	»	»	»	40,0	β-α	42,0	43,7	β-9α
Cannabis sativa....		»	»	»	»	»	41,2	β	45,9	48,3	β-7α
Id.		48,3	β	50,5	51,8	β-7α	»	»	»	»	»
Helianthus annuus.	2e Sér. : 0,70-0,80	19,4	β	23,7	26,8	β-3α	»	»	»	»	»
Lupinus albus.....		22,2	β	26,0	27,0	β-3α	»	»	»	»	»
Avena sativa.....		29,2	β	30,4	31,8	β-3α	»	»	»	»	»
Triticum vulgare..		»	»	30,1	35,0	β-5α	»	»	»	»	»
Cannabis sativa ...		25,9	β	35,2	43.7	β-9α	»	»	»	»	»
Pisum sativum....		28,0	β	35,1	42,4	β-54α	»	»	»	»	»

Dans ce tableau les plantes sont disposées suivant la quantité de leur chlorophylle. On voit alors que les diverses espèces y sont placées dans le même ordre pour les deux séries d'expériences, sauf pour le *Pisum* qui a le rang n° 4 dans l'une et n° 6 dans l'autre. Le Soleil et le Lupin sont les plantes les plus pauvres, le Blé et le Chanvre les plus riches en pigment. L'Avoine occupe une place intermédiaire entre ces deux groupes de plantes. D'une façon générale, les variations quantitatives de la chlorophylle chez les plantes pauvres en pigment sont beaucoup plus faibles que chez les plantes riches. Il suffit de comparer pour cela les minima et les maxima du pigment dans la deuxième série d'expériences chez le Soleil et le Lupin d'un côté et chez le Chanvre de l'autre.

Les quantités minima du pigment vert correspondent presque toujours à la lumière directe du jour, et, dans le cas opposé, c'est à l'intensité peu atténuée β-α. Les quantités maxima du pigment coïncident toujours avec la lumière du jour atténuée. Il est important de remarquer aussi que d'une façon générale cette atténuation est plus faible pour les plantes pauvres

en chlorophylle que pour les plantes riches en ce pigment.

Pour une même plante, la quantité maximum du pigment correspond à une atténuation de la lumière du jour d'autant plus forte que la température est plus élevée. Ainsi dans la première série d'expériences, les quantités maxima du pigment correspondent à l'intensité lumineuse β-5 α pour le Soleil, le Lupin et l'Avoine, et à l'intensité β-9 α pour le Blé. Dans la seconde série d'expériences ces intensités sont égales respectivement à β-3 α et à β-5 α.

D'une façon générale, les quantités maxima du pigment chez une même plante sont plus élevées quand l'éclairement du jour est plus faible. Ce phénomène est surtout nettement prononcé chez le Blé et le Chanvre. Il est intéressant de remarquer que pour cette dernière plante, parmi les trois maximum, le plus élevé (51,8) a été obtenu dans la première série d'expériences à la température 15°,5 — 17°; un autre un peu moindre (48,3) à la température 17°,5 — 19°: le troisième, encore plus faible (43,4), dans la seconde série d'expériences.

Ce fait nous montre que, malgré l'atténuation de la lumière du jour que nous avons employée, la quantité maxima de pigment diminue chez une même plante et à un même éclairement quand la température dépasse une certaine limite. On observe le même phénomène quand, à la même température, l'intensité d'éclairement du jour augmente considérablement. Il existe donc encore un facteur inconnu qui intervient dans la production de la chlorophylle et qui fait varier la quantité maxima du pigment que la plante peut produire.

D'après l'opinion répandue, la formation de la chlorophylle chez une plante verte est suivie de sa destruction occasionnée par la lumière. On explique de cette façon le fait que les plantes étiolées verdissent plus rapidement à la lumière diffuse du jour qu'à la lumière directe du soleil (1). On suppose qu'à une trop forte lumière la destruction de la chlorophylle se produit plus énergiquement, de sorte que le verdissement des plantes est plus lent.

(1) A. Famintzin, *Die Wirkung des Lichtes auf das Ergrünen der Pflanzen.* Jahrb. f. wiss. Bot., t. VI; 1867-68, p. 45-48.
J. Wiesner, *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze.* Wien, 1877.

Si cette hypothèse est exacte, il existe pour chaque intensité lumineuse donnée, entre la formation et la destruction du pigment, une résultante qui détermine la quantité de chlorophylle existant dans les feuilles de la plante. Dans ce cas la production maxima du pigment, comme résultante de deux réactions opposées, doit varier suivant les variations réciproques de ces réactions aux différents éclairements et aux différentes températures.

Au point de vue de la production de substance sèche, la quantité de chlorophylle et ses variations suivant l'éclairement jouent un rôle important, car c'est cette quantité de pigment renfermée dans la feuille qui détermine l'énergie lumineuse absorbée.

Comme nous l'avons vu plus haut, l'augmentation du poids sec chez les plantes s'accroît avec la lumière jusqu'à un maximum et diminue ensuite quand la lumière dépasse une certaine intensité. C'est pourquoi il est intéressant de faire une comparaison entre la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles et l'intensité lumineuse qui correspond à l'augmentation maximum de substance sèche chez les différentes plantes étudiées.

Je fais cette comparaison dans le tableau qui suit en divisant, comme pour le tableau précédent, les expériences faites en deux séries suivant l'éclairement du jour.

On voit, d'après ce tableau, que pour la première série d'expériences où la lumière du jour est relativement faible, l'augmentation maximum du poids sec correspond, chez toutes les plantes étudiées, respectivement à une quantité de pigment plus grande que pour les expériences de la seconde série, caractérisée par un éclairement du jour plus considérable. On peut donc dire qu'en dehors des particularités spécifiques des diverses espèces, la production maximum du poids sec correspond à une quantité de chlorophylle d'autant moindre que l'intensité lumineuse est plus forte.

Si l'on compare les diverses espèces appartenant à une même série d'expériences, faites par conséquent à un même éclairement, on constate que les espèces les plus pauvres en chlorophylle demandent un plus fort éclairement pour la production

Tableau montrant les quantités de la chlorophylle et les intensités lumineuses correspondant à la production maximum de substance sèche.

NOMS DES PLANTES	NOMBRE relatif des journées claires.	TEMPÉRATURE MOYENNE DU JOUR 15°,5 - 17° Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles.	15°,5 - 17° Intensités lumineuses.	17°,5 - 19° Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles.	17°,5 - 19° Intensités lumineuses.
		Correspondant à la production maximum de substance sèche.			
Helianthus annuus	1re série. 0,30 — 0,50	»	»	24,6	β
Lupinus albus		»	»	31,1	β
Avena sativa		»	»	35,0	β-5α
Pisum sativum		35,0	β-5α	»	»
Triticum vulgare		»	»	42,4	β-7α
Cannabis sativa		»	»	46,6	β-5α
Id.		51,8	-3α	»	»
			»		
Helianthus annuus	2e série. 0,70 — 0,80	19,4	β	»	»
Cannabis sativa		25,9	β	»	»
Lupinus albus		27,0	β-3α	»	»
Triticum vulgare		29,8	β-α	»	»
Avena sativa		29,2	β-9α	»	»
Pisum sativum		31,8	β-5α	»	»

maximum de substance sèche. Ainsi dans la première série d'expériences le Soleil et le Lupin, les plus pauvres en chlorophylle, produisent la quantité maximum de la substance sèche à la lumière du jour non atténuée. Les autres plantes, plus riches en pigment, produisent cette quantité à la lumière du jour plus ou moins affaiblie. On constate un fait analogue pour la seconde série d'expériences. L'éclairement optimum pour la production de substance sèche diminue aussitôt que la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles augmente. Chez une espèce donnée l'intensité lumineuse qui correspond au maximum de poids sec n'est pas la même quand la quantité de chlorophylle contenue dans les feuilles est différente. D'une façon générale cette intensité est plus grande quand la quantité de chlorophylle est faible, comme c'est le cas, par exemple, pour le Chanvre et le Blé.

Les faits que nous venons d'exposer nous montrent d'une façon nette qu'un excès de lumière absorbée par la feuille, ne reste pas indifférent, mais produit une action défavorable sur

la production de la substance sèche. La plante peut, jusqu'à un certain point, régler la quantité d'énergie lumineuse absorbée en augmentant ou en diminuant, suivant l'intensité d'éclairement extérieur, la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles. Ce réglage a pour cause l'influence de la lumière qui agit d'une manière directe dans la formation du pigment vert. Mais il ne se produit qu'au cours du développement de la plante et ne suit pas exactement les changements rapides d'éclairement extérieur. Il faut penser alors qu'il n'y a pas un lien étroit entre la formation de la chlorophylle et l'assimilation chlorophyllienne.

L'éclairement extérieur agit aussi d'une façon directe sur la croissance et le développement extérieur de la plante. D'une façon générale, la tige s'allonge davantage à une lumière faible ; très souvent cet allongement va en augmentant jusqu'à un maximum et baisse ensuite quand la lumière continue à diminuer. D'une façon générale, la croissance de la racine diminue constamment avec l'éclairement. Ce fait montre nettement que la quantité de substances organiques transportées dans la racine est d'autant moindre que la lumière est plus faible. Cette diminution est déterminée non seulement par la diminution générale de la quantité de substances organiques élaborées par les feuilles, mais aussi par l'incorporation plus forte de ces substances dans la tige à une lumière faible. C'est pourquoi la croissance de la racine devient maximum quand l'incorporation des substances organiques dans la tige est ralentie par une vive lumière. Mais quand l'éclairement extérieur est trop fort, la production de substance sèche baisse considérablement, ce qui provoque un développement relativement faible aussi bien de la racine que de la tige.

Le plus fort développement de la plante entière correspond sensiblement à la production maximum de la substance sèche. Mais à un éclairement vif la production de la substance sèche est plus grande que ne le donne à penser la longueur des parties végétatives de la plante.

La quantité de substance sèche par rapport au poids frais diminue d'une façon générale avec la lumière. Mais, dans certains cas, elle augmente jusqu'à un maximum quand la lumière

diminue et baisse ensuite si la lumière continue à s'affaiblir. Ce fait montre qu'en dehors de l'influence indirecte provoquée par les variations de la transpiration, la lumière agit directement sur la quantité relative de la substance sèche dans la plante.

DEUXIÈME GROUPE DE PLANTES. LES PLANTULES D'ARBRES.

N° 7. — *Pinus Pinea.*

Trois expériences ont été faites avec des plantules dont les cotylédons sont épanouis. Le nombre des plantules dans les

Pinus Pinea.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gramme de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	28	16,10	13	14,0	21,4
Durée : 17 j. (du 10 au 27 septembre).	β-α	33	18,90	32	13,0	22,6
Température moyenne du jour : 15°,6.	β-3α	»	»	»	»	»
Nombre relatif des journées claires : 0,88.	β-5α	31	17,84	26	13,4	23,4
	β-7α	31	16,70	17	13,5	24,6
	β-9α	31	15,00	5	13,5	23,8
	α-27α	29	15,12	5	13,0	24,1
	β-54α	28	14,90	4	12,4	24,6
Exp. n° 2.	β	23	24,60	70	17,6	18,0
Durée : 25 jours (du 21 août au 16 septembre).	β-α	32	22,05	54	15,6	20,6
Température moyenne du jour : 16°,8.	β-3α	32	19,71	38	16,0	20,6
Nombre relatif des journées claires : 0,48.	β-5α	»	»	»	»	»
	β-7α	31	18,87	32	14,0	21,5
	β-9α	30	18,83	32	14,0	22,2
	β-27α	29	18,49	29	14,6	20,0
	β-54α	28	14,69	3	14,7	19,4
Exp. n° 3.	β	29	18,44	26	15,3	18,9
Durée : 29 jours (du 10 septembre au 9 octobre).	β-α	30	24,24	70	15,8	20,6
Température moyenne du jour : 13°,8.	β-3α	33	24,16	69	14,1	20,0
Nombre relatif des journées claires : 0,75.	β-5α	32	22,92	60	13,6	21,2
	β-7α	33	23,34	66	13,9	21,8
	β-9α	32	21,12	48	14,0	22,2
	β-27α	32	18,24	28	13,0	23,2
	β-54α	28	16,34	14	12,6	23,2

divers lots est de 10. Les cultures de la première expérience ont été faites dans de la terre de jardin et les cultures des deux autres expériences dans du sable pur. Les résultats des expériences sont donnés dans le tableau ci-dessus.

Comme on le voit d'après les nombres du tableau, le maximum du poids sec chez le Pin Pignon correspond à un fort éclairement. Quand le nombre relatif des journées claires ne dépasse pas la moitié du nombre total des jours de l'expérience, ce maximum coïncide avec la lumière du jour non atténuée (n° 2). Dans les cas où le nombre relatif des journées claires va de 0,75 à 0,88 (expériences n° 1 et n° 2), le maximum du poids sec correspond à l'éclairement β-α, c'est-à-dire à la lumière du jour un peu atténuée.

Les variations quantitatives de la chlorophylle sont très faibles. La quantité de pigment augmente légèrement jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et baisse ensuite quand la lumière continue à s'affaiblir.

La qualité du sol n'a pas une influence prononcée sur la marche de la production de substance sèche.

La longueur totale des plantes augmente jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et ensuite devient moindre lorsque la lumière continue à s'affaiblir.

N° 8. — *Larix europæa.*

Trois expériences ont été faites sur des plantules dont les cotylédons sont épanouis. Le nombre des plantules d'un lot est égal à 50. Le tableau ci-joint montre les résultats des expériences.

On voit ainsi que l'augmentation maximum du poids sec chez le Mélèze correspond à la lumière du jour plus ou moins fortement atténuée, suivant les variations du nombre relatif des journées claires et de la température moyenne du jour. Ainsi, à une température moyenne du jour de 16°,4 le maximum du poids sec coïncide avec l'intensité lumineuse égale à β-α, quand le nombre relatif des journées ensoleillées atteint 0,36 (expérience n° 1) et il coïncide avec l'intensité lumineuse égale à β-5 α quand ce nombre augmente jusqu'à 0,75 (expérience n° 3). Enfin, pour l'expérience n° 2 dont le nombre relatif des journées claires est moyen entre ceux des autres expériences, mais la température moyenne du jour est plus élevée (18°,8), c'est à l'éclairement β-7α qu'on observe le maximum du poids sec.

Larix europæa.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de la substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	15	0,860	146	13,5	29,8
	β-α	14	1,153	299	16,3	29,8
Durée : 33 jours (du 27 juin au	β-3α	16	1,080	208	14,9	29,8
30 juillet).	β-5α	»	»	»	»	»
Température moyenne du jour :	β-7α	16	1,025	193	14,3	30,4
16°,4.	β-9α	16	0,918	162	13,8	30,4
Nombre relatif des journées	β-27α	14	0,818	134	13,5	30,4
claires : 0,36.	β-54α	9	0,285	— 18	9,8	31,8
Exp. n° 2.	β	»	0,845	141	17,6	»
	β-α	»	1,000	186	20,0	»
Durée : 31 jours (du 16 juillet	β-3α	»	»	»	»	»
au 16 août).	β-5α	»	1,021	192	18,4	»
Température moyenne du jour :	β-7α	»	1,266	262	16,0	»
18°,8.	β-9α	»	0,975	178	16,4	»
Nombre relatif des journées	β-27α	»	»	»	»	»
claires : 0,48.	β-54α	»	0,655	87	14,2	»
Exp. n° 3.	β	8	0,480	37	14,3	25,4
	β-α	8	0,434	24	13,5	25,4
Durée : 24 j. (du 4 au 28 sep-	β-3α	10	0,466	33	12,6	24,1
tembre).	β-5α	10	0,493	41	13,2	24,1
Température moyenne du jour :	β-7α	9	0,420	20	12,2	23,3
16°,3.	β-9α	9	0,420	20	12,1	23,3
Nombre relatif des journées	β-27α	9	0,407	16	12,1	24,1
claires : 0,75.	β-54α	7	0,275	— 21	10,3	25,0

Les variations quantitatives de la chlorophylle sont très faibles. La quantité relative de substance sèche et la longueur totale des plantes augmentent jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et baissent ensuite lorsque la lumière continue à s'affaiblir.

Voici les longueurs de la tige et de la racine mesurées séparément pour les plantes de l'expérience n° 1.

Intensités lumineuses.	Longueur moyenne en centimètres. Tige.	Racine.
β	4,0	11,0
β-α	4,5	9,5
β-3α	5,0	11,0
β-7α	5,0	11,0
β-9α	5,0	11,0
β-27α	5,2	9,0
β-54α	5,0	4,0

Ces nombres montrent que la longueur de la tige, après avoir atteint un maximum, reste sensiblement constante quand la lumière continue à diminuer. La longueur de la racine ne varie presque pas aux éclairements moyens et elle diminue rapidement aux éclairements faibles.

N° 9. — *Pinus silvestris.*

Deux expériences ont été faites avec des plantules prises au moment où les cotylédons viennent de s'épanouir. Les cultures ont été faites dans du sable.

Le nombre des plantes dans chaque lot variait entre 50 et 100. Le tableau ci-joint montre les résultats des expériences.

Pinus silvestris.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes en centimètres.	Poids sec de 100 plantes. en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantité de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	13	0,843	54	17,8	35,0
	β-α	13	0,946	75	17,8	35,0
Durée : 32 jours (du 24 juin au	β-3α	16	1,415	158	16,3	35,0
26 juillet).	β-5α	17	1,252	128	16,1	35,0
Température moyenne du jour :	β-7α	17	1,170	113	15,0	35,0
16°,0.	β-9α	14	1,409	158	16,5	36,0
Nombre relatif des journées	β-27α	14	1,050	95	16,3	36,8
claires : 0,37.	β 54α	11	0,451	— 18	13,6	37,8
Exp. n° 2.	β	19	2,050	273	»	»
	β-α	16	1,880	243	»	»
Durée : 31 jours (du 16 juillet	β-3α	17	1,900	247	»	»
au 16 août).	β-5α	»	»	»	»	»
Température moyenne du jour :	β-7α	21	2,571	366	»	»
18°,8.	β-9α	21	1,734	216	»	»
Nombre relatif des journées	β-27α	19	1,516	175	»	»
claires : 0,48.	β-54α	15	0,975	77	»	»

Je donne ici, en outre, les courbes qui montrent les variations du poids sec des plantules et de la chlorophylle renfermée dans les feuilles (Voy. la figure 7).

Comme on le voit d'après ces courbes, le maximum d'augmentation du poids sec chez le Pin silvestre correspond à la lumière du jour plus ou moins fortement atténuée. La quan-

tité de chlorophylle reste constante entre les intensités lumineuses β et β-7α; elle augmente ensuite quand la lumière continue à s'affaiblir.

La quantité de substance sèche par rapport au poids frais

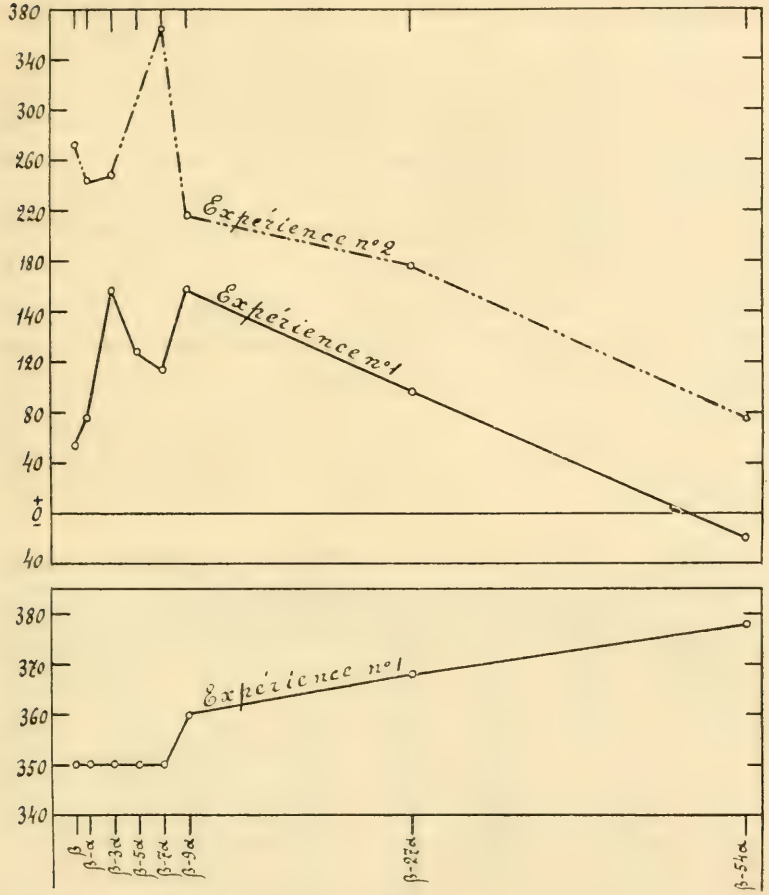


Fig. 7. — Dans la partie supérieure de la figure les courbes représentent l'augmentation du poids sec, et dans la partie inférieure la courbe représente la production de la chlorophylle chez les plantules de Pin silvestre, suivant les différents degrés d'atténuation croissante de la lumière du jour. Pour les détails, voir la légende de la figure 4.

diminue progressivement avec la lumière. La longueur totale des plantes augmente jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et décroît ensuite lorsque la lumière s'affaiblit davantage. Voici les longueurs de la tige et de la racine mesurées séparément pour les plantes de l'expérience n° 1.

Intensités lumineuses.	Longueur moyenne en centimètres. Tige.	Racine.
β	3	10
β-α	3	10
β-3α	5	11
β-5α	5	12
β-7α	5	12
β-9α	5	9
β-27α	4	10
β-54α	4	7

Ces nombres montrent que les longueurs des deux organes augmentent jusqu'à un maximum quand la lumière s'affaiblit et diminuent ensuite lorsque l'éclairement décroît davantage.

La photographie ci-jointe montre l'aspect extérieur des plantes appartenant à l'expérience n° 1. J'ai choisi pour la photographie de chaque lot une dizaine des plantes qui présentent un type moyen pour ce lot. La lumière augmente dans la direction indiquée par les chiffres de façon que le n° 1 correspond à l'éclairement β-54α et les numéros suivants correspondent successivement : n° 2 à β-27α, n° 3 à β-9α, n° 4 à β-7α, n° 5 à β-5α, n° 6 à β-3α, n° 7 à β-α et n° 8 à β (Voy. la figure 8).

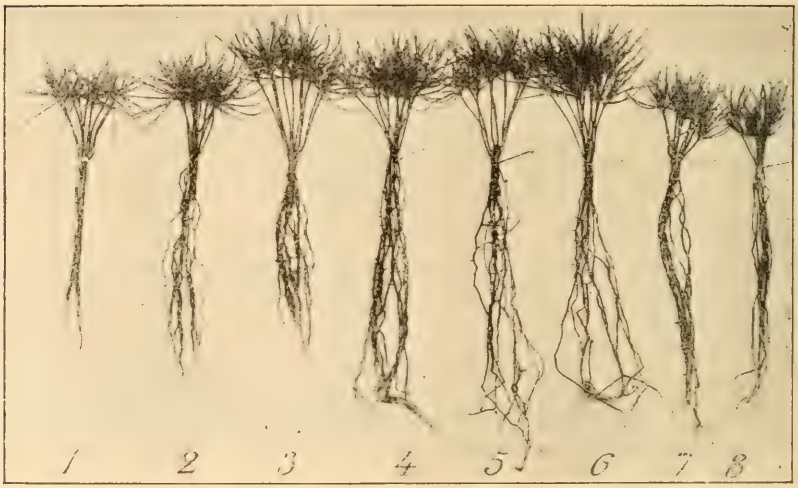


Fig. 8.

Comme on le voit, d'après la photographie, l'aspect extérieur des plantes correspond sensiblement à la production de substance sèche suivant l'éclairement.

N° 10. — *Picea excelsa.*

Cinq expériences ont été faites avec les plantules prises au moment où leurs cotylédons viennent de s'épanouir. Le nombre des plantules dans chaque lot variait entre 25 et 100. Les

Picea excelsa.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de la substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	12	0,820	60	17,9	36,8
Durée : 22 jours (du 5 au 27 juillet).	β-α	12	0,831	62	17,4	40,0
Température moyenne du jour : 16°,5.	β-3α	13	0,780	52	16,3	41,2
Nombre relatif des journées claires : 0,41.	β-5α	13	0,760	48	16,2	42,4
	β-7α	11	0,783	52	16,2	43,7
	β-9α	11	0,755	47	15,8	45,2
	β-27α	11	0,753	47	15,2	46,6
	β-54α	11	0,542	6	13,8	50,0
Exp. n° 2.	β	15	1,050	103	18,4	»
Durée : 30 j. (du 1er au 30 juill.)	β-α	14	1,220	138	19,6	»
Temp. moyenne du jour : 16°,1.	β-3α	14	1,150	125	18,0	»
Nombre relatif des journées claires : 0,37.	β-9α	13	1,232	141	17,4	»
	β-27α	12,5	1,006	96	17,8	»
	β-54α	11	0,634	24	16,0	»
Exp. n° 3.	β	13	1,400	173	»	»
Durée : 31 j. (16 juil. au 16 août).	β-3α	14	1,420	177	»	»
Temp. moyenne du jour : 18°,8.	β-7α	14,5	1,488	190	»	»
Nombre relatif des journées claires : 0,48.	β-9α	14	1,350	164	»	»
	β-27α	14	1,400	173	»	»
	β-54α	12	0,868	70	»	»
Exp. n° 4.	β	»	0,816	59	»	»
Durée : 18 jours (du 16 août au 3 septembre).	β-α	»	0,794	55	»	»
Température moyenne du jour : 16°,3.	β-3α	»	0,958	87	»	»
Nombre relatif des journées claires : 0,33.	β-5α	»	0,820	60	»	»
	β-7α	»	0,800	56	»	»
	β-9α	»	0,780	52	»	»
	β-27α	»	0,780	52	»	»
	β-54α	»	0,525	2	»	»
Exp. n° 5.	β-α	12	0,900	76	18,0	32,6
Durée : 24 jours (du 4 au 28 septembre).	β-3α	13	0,887	73	16,3	35,0
Temp. moyenne du jour : 16°,3.	β-5α	14	0,832	62	16,6	36,8
Nombre relatif des journées claires : 0,77.	β-7α	14	0,822	60	16,1	38,9
	β-9α	14	0,787	54	16,2	40,0
	β-27α	13	0,800	56	16,1	40,0
	β-54α	12	0,606	18	14,1	42,4

résultats des expériences sont donnés dans le tableau ci-avant.

Je joins ici les courbes qui représentent la production de la chlorophylle, suivant l'intensité lumineuse (Voy. la figure 9).

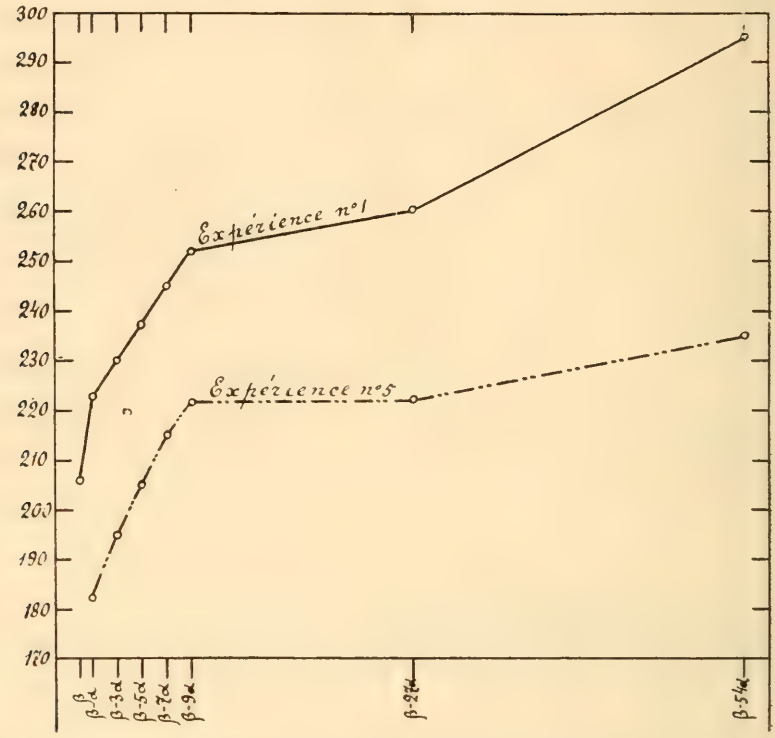


Fig. 9. — Variations quantitatives de la chlorophylle dans les feuilles de *Picea excelsa* suivant l'atténuation croissante de la lumière du jour. Pour les détails, voir la légende de la figure 4.

On voit, d'après ces courbes, que la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles augmente chez le *Picea* très rapidement quand la lumière diminue de β à β-9α et elle continue à augmenter encore mais plus lentement jusqu'à l'éclairement égal à β-54α. Il est intéressant à ce point de vue de comparer les courbes relatives au *Picea* et celles qui représentent la production de chlorophylle chez le *Pinus silvestris*. Cette comparaison nous montre que chez la première espèce, qui est habituée à un vif éclairement, la chlorophylle augmente avec l'atténuation de la lumière dans une proportion beaucoup moindre que chez la seconde qui peut s'adapter à un éclairement faible.

Sous l'influence d'un plus fort éclairement pendant l'expérience n° 5, les plantes de *Picea* appartenant à cette expérience, comme montrent les courbes, sont plus pauvres en pigment vert que les plantes de l'expérience n° 1.

Les nombres du tableau montrent que, d'une façon générale, l'augmentation du poids sec chez le *Picea* s'accroît légèrement jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et baisse ensuite lorsque l'éclairement continue à s'affaiblir. Il importe de remarquer que le maximum chez le *Picea* est beaucoup moins nettement prononcé que chez les autres Conifères.

On constate en même temps que la diminution de la lumière depuis β-9α jusqu'à β-27α n'a pas d'influence, dans la majorité des cas, sur la production de la substance sèche chez le *Picea*.

Chez les autres Conifères étudiés cet affaiblissement de la lumière est marqué, au contraire, par une diminution notable du poids sec.

Voici les nombres relatifs à trois espèces de Conifères :

Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.

	Larix europæa.			Pinus silvestris.			Picea excelsa.	
	β-9α	β-27α		β-9α	β-27α		β-9α	β-27α
N° 1...	162	134	N° 1...	158	95	N° 1...	47	47
N° 3...	20	16	N° 2...	216	175	N° 2...	141	96
						N° 3...	164	173
						N° 4...	52	52
						N° 5...	54	56

On voit par ces nombres que chez le Mélèze et chez le Pin silvestre la diminution de la lumière de β-9α à β-27α est toujours suivie par une diminution bien prononcée du poids sec des plantes. Au contraire, chez l'Épicea, dans quatre expériences sur cinq, cette diminution de la lumière n'a eu aucune influence sur les variations du poids sec des plantes.

La quantité de substance sèche, par rapport au poids frais, diminue d'une façon générale avec la lumière.

La longueur totale des plantes atteint son maximum à un éclairement moyen et diminue ensuite avec la lumière.

Voici maintenant les longueurs de la tige et de la racine mesurées séparément pour les plantes des expériences n° 1, n° 2 et n° 5.

	Longueurs moyennes en centimètres.					
	Exp. nº 1.		Exp. nº 2.		Exp. nº 5.	
Intensités lumineuses.	Tige.	Racine.	Tige.	Racine.	Tige.	Racine.
β.....	3,5	8,5	4,0	11,0	»	»
β-α.....	4,0	8,0	4,5	9,5	6,0	6,0
β-3α.....	4,5	8,5	4,5	9,5	5,5	7,5
β-5α.....	4,5	8,5	»	»	5,5	8,5
β-7α.....	4,5	6,5	»	»	6,0	8,0
β-9α.....	4,5	6,5	5,0	8,0	6,0	8,0
β-27α.....	5,0	6,0	5,0	7,5	6,0	7,0
β-54α.....	5,5	5,5	5,5	5,5	6,5	5,5

Comme on le voit d'après ces nombres, la longueur de la tige augmente et celle de la racine diminue quand la lumière s'affaiblit.

La photographie ci-jointe montre l'aspect extérieur des plantes

Fig. 10. — Aspect général des plantules d'*Epicea* poussées à différents éclairements. La lumière s'accroît dans la direction de gauche à droite de façon que le nº 1 corresponde à l'éclairement β-54α et nº 8 à β.

appartenant à l'expérience n° 1. Comme pour le Pin silvestre, j'ai choisi pour l'Epicea une dizaine de plantules de chaque lot qui représentent un type moyen et je les ai photographiées. Les numéros indiquent l'ordre des éclairements croissants depuis β-54α jusqu'à β (Voy. la figure 10).

Parmi les Conifères étudiés l'Epicea appartient aux espèces qui supportent facilement l'ombre, tandis que le Mélèze et le Pin silvestre exigent un fort éclairement. Il m'a paru alors intéressant de comparer l'augmentation du poids sec des plan-

tules de ces espèces entre elles lorsqu'elles sont soumises aux mêmes conditions extérieures. Dans ce but j'ai fait quelques expériences simultanément pour deux ou trois espèces. Ainsi l'expérience n° 5 pour l'Epicea a été faite en même temps que l'expérience n° 3 pour le Mélèze. Comparons l'augmentation du poids sec obtenue chez ces deux espèces.

Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.
Température moyenne du jour : 16°,3. Nombre relatif des journées claires : 0,75.

Intensités lumineuses.	N° 5. Picea excelsa.	N° 3. Larix europæa.
β	»	37
β-α	76	24
β-3α	73	33
β-5α	62	41
β-7α	60	20
β-9α	54	20
β-27α	56	16
β-54α	18	— 21

Ces nombres montrent que l'augmentation du poids sec chez l'Epicea est plus grande, à tous les éclairements, que chez le Mélèze. Il est très important de remarquer qu'à l'éclairement le plus faible égal à β-54α le Mélèze perd en poids sec, tandis que l'Epicea augmente encore son poids sec notablement. Ce fait nous prouve directement que l'Epicea peut supporter un affaiblissement de lumière beaucoup plus grand que le Mélèze.

Les expériences n° 1 pour le Pin silvestre et n° 2 pour l'Epicea sont presque simultanées, car pendant vingt-six jours sur trente d'une part et trente-deux de l'autre, les plantules de ces deux espèces se trouvaient ensemble sous les châssis. En outre, la température moyenne du jour ainsi que le nombre relatif des journées ensoleillées sont les mêmes pour ces deux expériences. C'est pourquoi une comparaison analogue à celle que nous venons de faire pour l'Epicea et le Mélèze peut être également faite ici.

Voici les chiffres relatifs aux espèces comparées :

Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.
Température moyenne du jour : 16°. Nombre relatif des journées claires : 0,37.

Intensités lumineuses.	Picea excelsa (30 jours).	Pinus silvestris (32 jours).
β	103	54
β-α	138	75
β-3α	125	158
β-5α	»	128
β-7α	»	113
β-9α	141	158
β-27α	96	95
β-54α	24	—18

Comme on le voit d'après ces nombres, l'augmentation du poids sec chez l'Epicea est plus grande aux éclairements β et β-α que chez le Pin ; elle devient moindre aux éclairements β-3α et β-9α. Enfin, aux éclairements les plus faibles égaux à β-27α et β-54α, c'est, de nouveau, le *Picea* qui l'emporte.

Il est important de constater que le Pin perd en poids sec à l'éclairement β-24α tandis que l'Epicea augmente encore notablement son poids sec à ce même éclairement. Ce fait prouve que l'Epicea peut supporter un affaiblissement de lumière plus fort que le Pin.

Pour voir l'influence de la lumière à une température assez élevée, j'ai fait des expériences simultanées relatives aux trois espèces pendant la période la plus chaude de l'été. La durée de ces expériences est de trente et un jours, du 16 juillet au 16 août.

Voici l'augmentation du poids sec chez les trois espèces à comparer :

Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.
Température moyenne du jour : 18°,8. Nombre relatif des journées claires : 0,48.

Intensités lumineuses.	Picea excelsa.	Larix europæa.	Pinus silvestris.
β	173	141	273
β-α	»	186	243
β-3α	177	»	247
β-5α	»	192	»
β-7α	190	262	366
β-9α	164	178	216
β-27α	173	»	175
β-54α	70	87	77

Ce tableau nous fait voir que la plus faible augmentation du poids sec à tous les éclairements se rencontre chez l'Epicea ; elle est plus forte chez le Mélèze et elle devient maximum chez le Pin silvestre. Ce fait nous montre qu'une augmentation considérable

de température favorise la production de la substance sèche dans une proportion plus grande chez les deux dernières espèces que chez la première.

Les nombres ci-dessus montrent aussi que chez le *Picea* le maximum de poids sec est beaucoup moins prononcé que chez le *Larix* et le *Pinus*. Ainsi, nous avons les différences suivantes entre le poids sec maximum et le poids sec à l'air libre.

Picea.... 17 p. 100 *Larix*.... 121 p. 100 *Pinus*.... 93 p. 100

D'autre part, la différence entre le poids sec maximum et le poids sec obtenu à la lumière la plus faible (β-54α) est beaucoup plus grande chez le *Larix* et le *Pinus* que chez le *Picea*.

Cette différence est égale :

Picea.... 120 p. 100 *Larix*.... 175 p. 100 *Pinus*.... 289 p. 100

Ce fait nous montre que la production de substance sèche à l'éclairement le plus faible est plus grande par rapport à la production maximum de cette substance chez le *Picea* que chez le *Larix* ou chez le *Pinus*.

Il est bon de remarquer aussi que l'Epicea donne des racines latérales même à l'éclairement β-54α, ce que ne font ni le Mélèze ni le Pin silvestre. La première espèce est donc beaucoup mieux adaptée que les deux autres à la lumière faible.

N° 11. — *Abies nobilis*. — N° 12. — *Abies sibirica*.

Les graines de ces deux espèces que j'ai eues à ma disposition germaient très inégalement, c'est ce qui m'a empêché de faire les expériences avec un nombre suffisamment grand de plantules. Je dirai, cependant, que les expériences faites ont donné les mêmes résultats généraux que pour les autres plantes. Le maximum du poids sec a été obtenu pour l'*Abies nobilis* à l'éclairement β-7α et pour l'*Abies sibirica* à l'éclairement β-9α.

Il est intéressant de remarquer que le poids sec des plantules d'*Abies nobilis* poussées à la lumière la plus faible (β-54α) est plus élevé que celui des plantules poussées à la lumière du jour non atténuée. Ce fait montre nettement que cette espèce peut supporter un affaiblissement très considérable de l'éclairement sans en souffrir.

N° 13. — *Robinia Pseudacacia.*

Trois expériences ont été faites avec des plantules qui n'avaient encore que les cotylédons. Le nombre des plantules dans chaque lot variait entre 10 et 15. Les résultats des expériences sont donnés dans le tableau ci-dessous.

Robinia Pseudacacia.

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Augmentation du poids sec des plantes pour 100 du poids sec des graines.	Quantités de substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	»	9,000	307	14,5	25,4
Durée : 35 jours (du 20 juin au 25 juillet).	β-α	»	7,280	230	12,6	29,2
Température moyenne du jour : 15°,9.	β-3α	»	8,300	275	15,1	31,1
Nombre relatif des journées claires : 0,37.	β-5α	»	8,660	292	13,8	31,1
	β-7α	»	11,270	410	14,4	31,1
	β-9α	»	»	»	»	»
	β-27	»	7,780	252	13,3	35,0
	β-54	»	3,370	52	10,8	36,8
Exp. n° 2.	β	35	4,52	104	14,4	»
Durée : 30 jours (du 16 juillet au 15 août).	β-α	»	»	»	»	»
Température moyenne du jour : 18°,9.	β-3α	35	8,74	296	15,7	»
Nombre relatif des journées claires : 0,40.	β-5α	39	7,10	222	17,2	»
	β-7α	30	7,88	256	17,9	»
	β-9α	31	5,95	169	19,4	»
	β-27α	32	5,90	167	13,8	»
	β-54α	34	4,78	120	13,6	»
Exp. n° 3.	β	»	3,82	71	14,3	26,4
Durée : 28 jours (du 8 août au 5 septembre).	β-α	»	4,77	116	14,4	26,9
Température moyenne du jour : 17°,7.	β-3α	»	»	»	»	»
Nombre relatif des journées claires : 0,32.	β-5α	»	»	»	»	»
	β-7α	»	4,80	118	19,7	33,2
	β-9α	»	3,68	67	15,1	30,4
	β-27α	»	1,77	— 2	14,7	31,8
	β-54α	»	1,83	— 2	13,4	33,2

Comme pour beaucoup d'autres plantes, l'augmentation du poids sec chez le *Robinia* s'accroît jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et baisse ensuite quand la lumière continue à s'affaiblir.

La quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles, d'une façon générale, augmente quand la lumière diminue jusqu'à β-54 α.

La longueur totale des plantes au commencement s'accroît jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et baisse ensuite lorsque la lumière continue à s'affaiblir. On constate le même fait pour la quantité de substance sèche par rapport au poids frais des plantes. A ce point de vue le *Robinia* ressemble au Mélèze et au Lupin.

N° 14. — *Tilia parvifolia.* — N° 15. — *Fraxinus excelsior.* — N° 16. — *Acer platanoides.*

J'ai employé, pour les expériences avec ces espèces d'arbres, de jeunes plantules qui n'avaient encore que leurs cotylédons ou leurs deux premières feuilles développées et qui avaient été récoltées en forêt. Les échantillons ont été plantés dans des pots

	Intensités lumineuses.	Longueur totale des plantes, en centimètres.	Poids sec de 100 plantes, en grammes.	Quantités de la substance sèche pour 100 du poids frais.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.
Exp. n° 1.	β	»	5,825	22,2	28,0
Tilia parvifolia.	β-α	»	10,920	18,2	28,0
Durée : 56 jours (du 12 juillet	β-3α	»	11,300	18,7	28,0
au 6 septembre).	β-5α	»	»		»
Temp. moyenne du jour : 17°,8.	β-7α	»	9,325	19,6	30,4
Nombre relatif des journées	β-9α	»	12,900	15,1	35,0
claires : 0,40.	β-27α	»	16,088	17,9	42,4
	β-54α	»	14,971	17,6	51,8
Exp. n° 2.	β	25	22,940	24,2	20,0
Fraxinus excelsior.	β-α	28	31,325	22,2	26,9
Durée : 52 jours (du 16 juillet	β-3α	28	27,700	21,3	31,1
au 6 septembre).	β-5α	30	44,600	23,0	31,1
Temp. moyenne du jour : 18°.	β-7α	34	46,675	20,7	35,0
Nombre relatif des journées	β-9α	31	61,350	22,5	37,8
claires : 0,38.	β-27α	28	40,533	22,2	36,8
	β-54α	28	32,866	24,0	36,8
Exp. n° 3.	β	36	20,800	»	»
Acer platanoides.	β-α	38	24,650	»	»
Durée : 40 jours (du 29 juillet	β-3α	37	23,200	»	»
au 7 septembre).	β-5α	»	»	»	»
Temp. moyenne du jour : 17°,8.	β-7α	»	»	»	»
Nombre relatif des journées	β-9α	32	21,300	»	»
claires : 0,38.	β-27α	32	20,966	»	»
	β-54α	28	11,200	»	»

remplis avec de la terre de jardin. Une partie des racines et

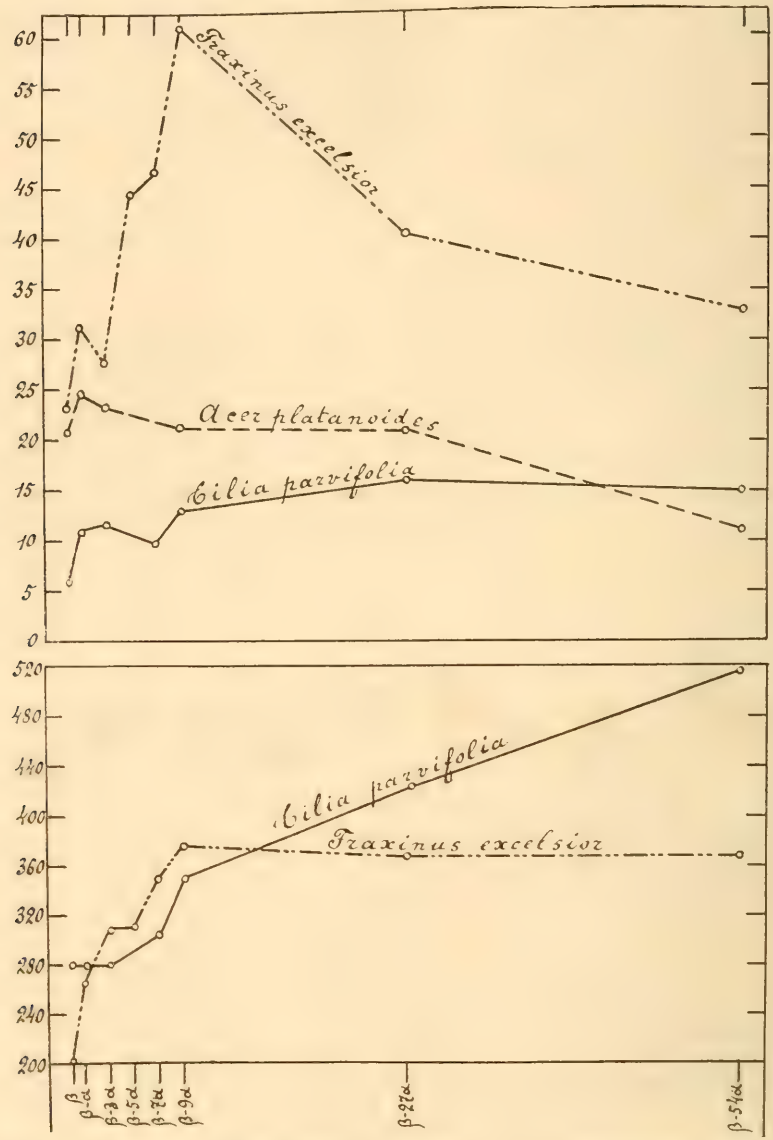


Fig. 11. — Dans la partie supérieure de la figure les courbes représentent les variations du poids sec et dans la partie inférieure elles représentent les variations de chlorophylle suivant l'éclairement. Sur l'axe des abscisses sont marqués les points correspondant à des différents degrés d'atténuation croissante de la lumière du jour. Les ordonnées relatives au poids sec représentent le poids sec de 100 plantules et celles relatives à la chlorophylle représentent les quantités de ce pigment exprimées en millièmes de l'unité indiquée plus haut.

les feuilles ont été préalablement coupées. Après la plantation

les pots étaient laissés dans un endroit peu éclairé pendant six à sept jours, puis placés sous les châssis. Le nombre des plantules dans chaque lot variait entre 5 et 10. Dans le tableau ci-avant je donne les résultats des expériences.

Je joins ici les courbes qui représentent les variations du poids sec et celles de la chlorophylle, suivant l'éclairement (Voy. la figure 11).

Comme on le voit d'après ces courbes, le maximum du poids sec chez les plantules de *Tilia* correspond à l'éclairement β-27α et le minimum à la lumière du jour non atténuée. Ce fait nous montre d'une manière très nette l'influence défavorable d'une lumière relativement forte sur la production de substance sèche. La quantité de chorophylle renfermée dans les feuilles de *Tilia* reste faible et peu variable aux éclairements β, β-α, β-3α et elle augmente rapidement quand la lumière s'affaiblit davantage.

La photographie ci-jointe montre l'aspect extérieur des plantules de *Tilia* suivant l'éclairement (Voy. la figure 12).

Fig. 12. — Aspect général des plantules de *Tilia parvifolia* poussées à des divers éclairements. La lumière augmente de gauche à droite de façon que la première plantule provient du lot développé à l'intensité β-5¼α et la dernière à l'intensité β.

La photographie montre que les trois premières plantules appartenant respectivement aux lots, dont les poids secs étaient les plus grands, possèdent des feuilles, des tiges et des racines beaucoup plus développées que les autres.

On constate un maximum du poids sec très nettement prononcé chez les plantules de *Fraxinus* développées à l'éclaire-

ment β-9 α. Chez cette espèce le poids sec minimum correspond

Fig. 13. — Aspect général des plantules de *Fraxinus excelsior* poussées à des intensités lumineuses différentes. La lumière augmente dans la direction de gauche à droite de façon que le n° 1 correspond à l'éclairement β-54 α et le n° 8 à l'éclairement β.

aux plantules développées à la lumière du jour non atténuée.

Fig. 14. — Aspect général des plantules d'*Acer platanoides* poussées à des différents éclairements. La disposition des échantillons sur le dessin est ici la même que pour les espèces précédentes ; les lots correspondant aux éclairements β-5α et β-7α ne sont pas représentés.

La quantité de chlorophylle augmente quand la lumière

diminue de β jusqu'à β-9α et reste constante lorsque la lumière s'affaiblit davantage.

La photographie ci-jointe montre l'aspect général des plantules poussées à des différents éclairements (Voy. la figure 13).

Cette photographie montre que le développement des plantules suivant l'éclairement correspond sensiblement à la production de substance sèche.

Les plantules d'*Acer platanoides* ont un poids sec maximum à l'éclairement β-α, c'est-à-dire sensiblement voisin de la lumière du jour non atténuée. Ici encore, comme l'indique la photographie (figure 14), ce sont les plantules des lots ayant les

Fig. 15. — Aspect général des plantules d'*Acer Pseudoplatanus* développées à des éclairements : n° 1 à β-54α, n° 4 à β-7α et n° 8 à β.

poids secs les plus élevés qui possèdent les tiges, les racines et les feuilles plus fortement développées.

Je joins ici la photographie de plantules d'*Acer Pseudoplatanus* (Voy. la figure 15).

Je n'ai pas eu à ma disposition un nombre suffisant de plantules de cette espèce pour donner les variations du poids sec suivant l'éclairement. Mais l'aspect extérieur de quelques échantillons développés aux éclairements β, β-7α et β-54α montre que la lumière du jour atténuée est plus favorable à la croissance (Voy. la figure 15). Il est intéressant de remarquer que les plantules développées à la lumière du jour non atténuée

possèdent un nombre plus grand de feuilles que celles poussées à l'ombre ; mais la taille des feuilles appartenant à ces dernières est beaucoup plus grande que celle des feuilles qui ont grandi à la lumière du jour non atténuée.

Résumé des résultats des expériences sur le second groupe des plantes.

La production de substanche sèche chez les plantes du second groupe suit la même loi que chez les plantes du premier ; elle augmente avec la lumière jusqu'à un maximum et baisse ensuite quand la lumière continue à s'accroître.

L'éclairement optimum, dans la plupart des cas, est plus faible que la lumière du jour non atténuée, même quand le nombre des journées ensoleillées ne dépasse pas la moitié de la durée totale de l'expérience. Cet éclairement optimum varie suivant l'espèce, la température et la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles.

La quantité de chlorophylle chez une même plante varie suivant l'éclairement extérieur. Pour faire une comparaison des diverses espèces entre elles au point de vue des variations quantitatives du pigment vert, je donne ici un tableau analogue à celui que j'ai donné pour les plantes du premier groupe.

Je divise toutes les expériences en deux séries suivant l'intensité de l'éclairement du jour. Je réunis dans la première série les expériences faites quand le nombre relatif des journées ensoleillées varie entre 0,30 et 0,50, et dans la seconde série celles faites lorsque ce nombre varie entre 0,70 et 0,80.

Les expériences appartenant à une même série sont divisées en deux groupes suivant la température moyenne du jour. Le premier groupe est composé des expériences faites à la température 15°-17° et le second de celles faites à la température 17°-19°. Je donne ensuite pour chaque expérience les quantités de pigment minima et maxima, ainsi que les intentensités lumineuses correspondantes. En outre, je donne aussi les quantités qu'on obtient, en prenant une moyenne entre les

quantités de pigment obtenues pour toute la série d'éclairements pendant une seule expérience de β à β-54 α.

NOMS DES PLANTES	Nombre relatif des journées claires.	TEMPÉRATURE MOYENNE DU JOUR 15° — 17°. Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.					17° — 19°, Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles vivantes.				
		Quantités minima.	Intensités lumin. correspondant.	Quantités moyennes.	Quantités maxima.	Intensités lumin. correspondant.	Quantités minima.	Intensités lumin. correspondant.	Quantités moyennes.	Quantités maxima.	Intensités lumin. correspondant.
Pinus Pinea.....	1re Sér. : 0,30-0,50	18,0	β	20,3	22,2	β-9α	»	»	»	»	»
Larix europæa ...		29,8	β	30,3	31,8	β-54α	»	»	»	»	»
Robinia Pseudacacia		25,4	β	31,4	36,8	β-54α	»	»	»	»	»
Id. ..		»	»	»	»	»	26,4	β	30,3	33,2	β-54α
Fraxinus excelsior.		»	»	»	»	»	20,0	β	32,0	37,8	β-9α
Pinus silvestris...		35,0	β	35,7	37,8	β-54α	»	»	»	»	»
Tilia parvifolia ...		»	»	»	»	»	28,0	β	34,8	51,8	β-54α
Picea excelsa.....		36,8	β	43,3	50,0	β-54α	»	»	»	»	»
Pinus Pinea.....	2e Sér. : 0,70-0,80	21,4	β	23,5	24,6	β-7α	»	»	»	»	»
Picea excelsa.....		»	»	38,0	42,4	β-54α	»	»	»	»	»

Comme on le voit, d'après le tableau, le Pin Pignon est, de toutes les espèces étudiées, le plus pauvre en chlorophylle. On constate, en même temps, que les variations quantitatives du pigment sont très faibles chez cette plante, et que la quantité maximum de chlorophylle correspond à un éclairement relativement fort égal à β-9 α ou à β-7α. Chez toutes les autres espèces, excepté le Frêne, les quantités maxima de pigment obtenues correspondent à l'éclairement le plus faible dont j'ai disposé dans mon installation. D'une façon générale, la quantité de chlorophylle augmente quand la lumière diminue; mais cette augmentation est très faible chez le Mélèze et chez le Pin silvestre; elle est plus rapide chez le Robinier et elle devient très considérable chez le Frêne, le Tilleul et l'Epicea.

D'une façon générale, les espèces les plus riches en chlorophylle présentent en même temps les variations quantitatives

les plus fortes de ce pigment, suivant l'intensité lumineuse. On peut donc distinguer dans le second groupe d'espèces étudiées, les plantes pauvres en chlorophylle qui ne sont que très peu malléables au point de vue de l'adaptation aux divers éclairements, et les plantes riches en ce pigment qui peuvent facilement supporter un affaiblissement considérable de la lumière.

Pour donner une idée de l'influence de la quantité de chlorophylle renfermée dans la feuille sur la production de substance sèche, je joins ici le second tableau qui montre les quantités de chlorophylle et les intensités lumineuses correspondant à la production maximum du poids sec chez les plantes du second groupe. Les expériences sont groupées dans ce tableau, suivant les mêmes principes que dans le tableau précédent. Je n'ai pas introduit dans le tableau le *Picea*, parce que cette plante n'a pas montré un maximum bien prononcé dans la production de substance sèche.

NOMS DES PLANTES	NOMBRE relatif des journées claires.	TEMPÉRATURE MOYENNE DU JOUR			
		15°-17°		17°-19°	
		Quantités de chlorophylle pour 1 gr. de feuilles	Intensités lumineuses.	Quantités de chlorophylle pour 1 gr de feuilles.	Intensités lumineuses.
		Correspondant à la production maximum de substance sèche.			
Pinus Pinea		»	»	18,0	β
Larix europæa	1re série :	29,8	β-α	»	»
Robinia Pseudacacia		31,1	β-7α	33,2	β-7α
Pinus silvestris	0,30-0,50	36,0	β-9α	»	»
Fraxinus excelsior		»	»	37,8	β-9α
Tilia parvifolia		»	»	42,4	β-27α
Pinus Pinea	2e série :	20,6	β-α	»	»
Id.		22,6	β-α	»	»
Larix europæa	0,70-0,80	24,1	β-5α	»	»

On le voit dans chaque série d'expériences, que l'intensité d'éclairement à laquelle le maximum de poids sec est obtenu, est d'autant plus faible qu'il y a plus de chlorophylle dans les feuilles.

En regardant la liste des plantes, on constate que ce sont les espèces les plus pauvres en chlorophylle, telles que le *Pinus Pinea*, le *Larix europæa*, qui exigent un éclairement plus fort pour la production maximum de substance sèche; cet éclairement diminue très considérablement chez les espèces riches en pigment, telles que le *Tilia parvifolia*. Le fait nous montre d'une manière tout à fait nette qu'en dehors des particularités spécifiques, c'est la quantité de pigment renfermée dans les feuilles qui règle l'absorption de l'énergie lumineuse et détermine l'éclairement optimum pour la production de substance sèche.

Dans les conditions naturelles de l'éclairement du jour, c'est seulement chez le *Pinus Pinea* et chez le *Larix europæa* que la production maximum de poids sec correspond à la lumière du jour très peu atténuée ou non atténuée. Chez toutes les autres espèces l'éclairement optimum est beaucoup plus faible. Ce fait nous montre que, malgré la diminution de la chlorophylle renfermée dans les feuilles quand l'éclairement devient trop vif, ce qui écarte l'action défavorable d'un excès d'énergie lumineuse absorbée, les plantes riches en chlorophylle s'adaptent mieux à l'éclairement relativement faible.

Les expériences simultanées faites sur le *Picea*, le *Larix* et le *Pinus silvestris* ont démontré, d'autre part, l'existence de certaines particularités spécifiques qui interviennent, elles aussi, dans le phénomène de la production de substance sèche. Comme nous l'avons vu, une augmentation de température favorise davantage la production de substance sèche chez les deux dernières espèces que chez le *Picea*.

D'une façon générale, le développement des plantes à des éclairements différents coïncide sensiblement avec la production de substance sèche. Mais dans certains cas, le développement de la tige est plus faible et celui de la racine est plus fort à un vif éclairement que l'on ne pourrait le supposer, d'après la production de substance sèche. Nous avons déjà donné plus haut une explication possible de ce phénomène.

Il faut remarquer encore qu'un vif éclairement diminue sensiblement le limbe de la feuille, comme nous l'avons constaté

chez le Tilleul, chez le Frêne et chez les deux espèces d'Érables (1).

Dans la majorité des cas, la quantité de la substance sèche par rapport au poids frais diminue avec la lumière. Mais chez certaines espèces (*Robinia*, *Larix*), elle augmente jusqu'à un maximum quand la lumière diminue et baisse ensuite lorsque la lumière s'affaiblit davantage. Nous avons constaté un fait analogue pour certaines espèces du premier groupe, ce qui démontre une influence spécifique de la lumière sur la quantité de l'eau renfermée dans la plante.

CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES

Le fait le plus important que nous venons de constater par les recherches expérimentales précédentes, c'est l'action retardatrice d'un excès de la lumière absorbée par la feuille sur la production de substance sèche. Cette action retardatrice se manifeste chez la plupart des plantes étudiées de la manière la plus nette dans les conditions naturelles d'éclairement, même quand le nombre des journées ensoleillées n'atteint pas la moitié du nombre total de jours que dure l'expérience. D'une façon générale on peut donc parler, au point de vue de l'assimilation du carbone atmosphérique, d'un excès de la lumière dans la nature pour beaucoup de plantes de notre climat.

Comme nous l'avons remarqué plus haut, on peut distinguer dans le phénomène de la production de substance sèche deux stades différents : le stade de décomposition du gaz carbonique ou l'assimilation chlorophyllienne proprement dite, et le stade d'incorporation de ces substances et de leur transport hors du tissu assimilateur. Ces deux stades sont intimement liés l'un à l'autre de façon que quand le transport s'affaiblit et qu'une accumulation des substances élaborées se produit dans le tissu assimilateur, l'énergie assimilatrice diminue.

Si l'on compare les expériences faites avec des lumières croissantes, d'une part, sur l'énergie de la décomposition du gaz carbonique, et, d'autre part, sur la production de substance sèche, on constate que l'action retardatrice de la lumière pour le pre-

(1) Un fait analogue a été constaté par Bataline pour d'autres plantes. Voy. Batalin, *loc. cit.*

mier phénomène commence à se manifester plus tard, c'est-à-dire à un éclairement beaucoup plus fort que pour le second.

Ainsi, les mesures directes que j'ai faites antérieurement sur la décomposition du gaz carbonique (1) des plantes sciaphobes et des plantes sciaphiles m'ont montré que l'action retardatrice de la lumière sur ce phénomène ne se manifeste que quand son intensité atteint une grande valeur qui est peu inférieure à l'intensité des rayons du soleil tombant perpendiculairement sur la surface de la feuille. Chez certaines espèces spécialement adaptées à une vive lumière, comme, par exemple, chez le Mélèze, l'action retardatrice de la lumière ne se manifeste pas du tout à ces conditions d'éclairement, même quand la température augmente jusqu'à 38°. Sous l'influence de rayons du soleil parallèles à la surface de la feuille, ce qui correspond à une belle lumière diffuse du jour, cette action retardatrice de lumière sur la décomposition du gaz carbonique ne se manifeste pas non plus même chez les essences d'ombre, par exemple chez le *Tilleul* quand la température ne dépasse pas 38°.

Dans mes expériences sur la production de substance sèche, au contraire, l'action retardatrice de la lumière commence à se manifester généralement lorsque l'intensité lumineuse est sensiblement plus faible que la lumière diffuse du jour et à une température sensiblement inférieure à 38°. Cette action a été constatée même pour le Mélèze et d'autres essences sciaphobes.

Étant donné que la quantité de substance sèche élaborée représente la somme totale du travail photosynthétique, cette différence demande une explication, car au fond, par les deux méthodes indiquées, on étudie un même phénomène. On sait d'ailleurs que la détermination du poids sec d'une feuille avant et après l'expérience a été employée comme une méthode directe pour l'évaluation de l'énergie assimilatrice (2).

Les deux méthodes, c'est-à-dire la détermination directe

(1) Rev. gén. Bot., t. XVII, 1905, et t. XX, 1908.

(2) L'évaluation de l'énergie assimilatrice par la méthode de la détermination du poids sec au cours du développement de la plante a été faite par C. Weber : *Ueber specifische Assimilationsenergie* (Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg ; t. II, 1882 ; p. 346-352).

de décomposition du gaz carbonique et la détermination du poids sec des plantes montrent également qu'un excès de lumière ralentit l'assimilation chlorophyllienne. On peut se demander alors pourquoi ce ralentissement ne peut être constaté par la première méthode qu'à un éclairement extérieur très fort, tandis que par la seconde méthode on le saisit à un éclairement relativement faible.

Les recherches de M. Blackman et de Mlle Matthei (1) nous donnent une réponse suffisante à cette question. Ces auteurs ont démontré, en effet, que la durée de l'expérience joue un rôle important, car l'énergie assimilatrice baisse de plus en plus quand on prolonge l'expérience aux mêmes conditions d'éclairement et de température. Cet abaissement ne se produit que très lentement quand la température est relativement basse; au contraire, à des températures élevées, il se manifeste rapidement.

On voit donc que les résultats peuvent être différents suivant la durée de l'expérience même quand il n'y a rien de changé dans les conditions extérieures. On sait, d'autre part, que la durée d'une seule expérience pour la détermination de la décomposition du gaz carbonique est réduite très souvent à une heure, une demi-heure ou même à un quart d'heure, tandis que les expériences que j'ai faites sur l'augmentation du poids sec se prolongeaient un grand nombre de jours. La différence que nous avons constatée entre les données provenant des deux méthodes peut être dès lors attribuée à la différence dans la durée de diverses expériences.

Nous pouvons donc dire que quand l'expérience est d'une courte durée, l'influence défavorable d'un excès de lumière ne peut être constatée que pour des éclairements extérieurs très forts; mais quand on prolonge l'expérience, on retrouve cette action de la lumière même à des éclairements moyens.

En considérant les deux stades indiqués pour l'utilisation du carbone atmosphérique, nous sommes amené à expliquer le phénomène par une sorte de disproportionnalité entre la production des substances hydrocarbonées et leur transport hors du tissu assimilateur.

(1) *Loc. cit.*

A partir du moment où la production des substances hydrocarbonées commence à dépasser leur migration, la vitesse de décomposition du gaz carbonique doit diminuer inévitablement à mesure que ces substances s'accumulent dans le tissu assimilateur. On comprend dès lors que, pour constater ce ralentissement aux éclairements relativement faibles et à des températures peu élevées, il faut que l'expérience dure un temps considérable, puisque dans ces conditions le ralentissement ne se manifeste qu'au bout d'un temps assez long. Par conséquent, suivant la progression dans l'accumulation des substances hydrocarbonées, les expériences d'une courte durée ne donneront de résultats appréciables que pour des éclairements intenses et des températures élevées quand l'énergie de décomposition du gaz carbonique est très forte. Au contraire, pour des éclairements et des températures peu élevées, seules, des expériences prolongées plusieurs jours peuvent établir la résultante entre l'énergie de décomposition du gaz carbonique et celle de l'incorporation des substances élaborées. Les expériences que j'ai faites sur la production de la substance sèche rentrent dans cette dernière catégorie.

Essayons maintenant de tracer, d'après ces considérations théoriques, le schéma de l'énergie assimilatrice chez les plantules poussées sous nos châssis.

Nous avons vu qu'à la lumière du jour non atténuée la décomposition du gaz carbonique doit atteindre son maximum possible si les produits de la photosynthèse sont immédiatement transportés hors du tissu assimilateur. D'autre part, à la lumière la plus faible dont j'ai disposé il y a généralement une augmentation du poids sec des plantes par rapport au poids sec des graines, ce qui prouve que, même à cet éclairement, l'appareil chlorophyllien manifeste un travail appréciable. Par conséquent nous pouvons représenter schématiquement l'énergie de décomposition du gaz carbonique, théoriquement possible suivant les différents éclairements sous les châssis par la ligne AB (Voy. la figure 16).

Mais cette décomposition est modifiée par l'accumulation dans le tissu assimilateur des substances élaborées. A la suite de nos expériences antérieures sur l'assimilation de divers

sucres, que nous avons citées plus haut, il faut admettre que l'énergie d'incorporation des substances hydrocarbonées augmente quand la lumière diminue et atteint un maximum à une intensité lumineuse à peine suffisante pour que l'appareil

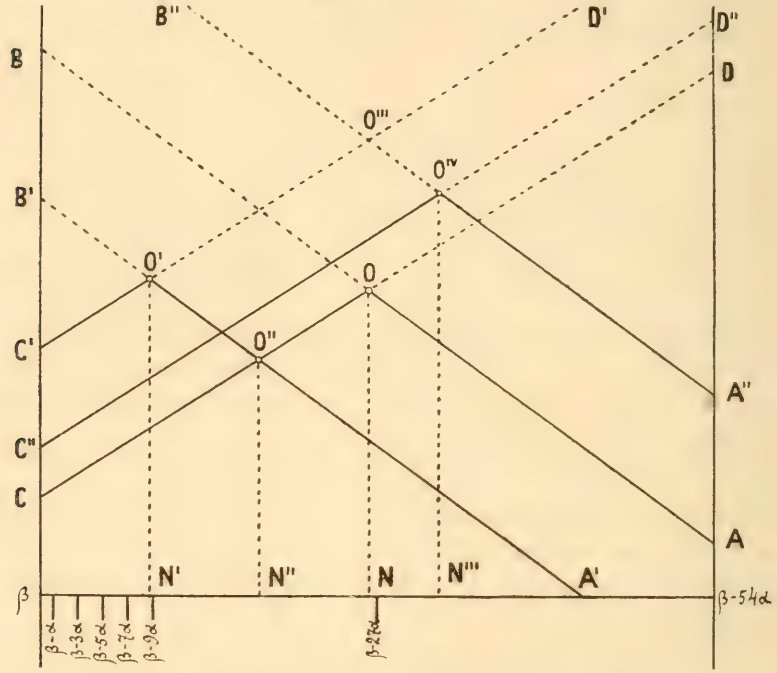


Fig. 16. — Schéma de l'énergie assimilatrice sous les châssis.

chlorophyllien puisse manifester un travail appréciable. Par conséquent, le phénomène peut être schématisé sur notre figure par la droite CD.

Le point O où la ligne CD coupe la ligne AB correspond à une intensité lumineuse N telle que les substances hydrocarbonées élaborées par les feuilles sont immédiatement transportées hors du tissu assimilateur et incorporées par la plante. A des intensités lumineuses plus faibles que l'intensité N la production de substance sèche est déterminée exclusivement par l'énergie de la décomposition du gaz carbonique, puisque l'énergie d'incorporation des substances hydrocarbonées l'emporte (Voy. le schéma).

A des intensités lumineuses plus fortes que l'intensité N, au contraire, l'énergie d'incorporation des substances élaborées

par les feuilles diminue constamment par rapport à l'énergie d'accumulation de ces substances théoriquement possible, due à l'augmentation de décomposition du gaz carbonique (Voy. le schéma). Les quantités transportées étant moindres que les quantités produites, le tissu assimilateur sera plus ou moins rapidement rempli par les produits organiques de la photosynthèse, ce qui provoquera le ralentissement de la décomposition du gaz carbonique, de façon qu'en réalité l'énergie de cette réaction, au lieu d'augmenter avec la lumière, diminuera et coïncidera avec la ligne CO.

On comprend alors aisément que la production de substance sèche à des intensités lumineuses plus fortes que celle égale à N dépend dès lors exclusivement de l'énergie d'incorporation des substances hydrocarbonées et non plus de l'énergie de décomposition de gaz carbonique théoriquement possible. La courbe d'augmentation du poids sec est donc en réalité formée de deux parties AO et OC avec le point maximum O correspondant à un éclairement relativement faible.

Comme on le voit, cette courbe AOC est tout à fait semblable à celles que nous avons obtenues nombre de fois pour nos plantules.

L'éclairement extérieur optimum pour la production de substance sèche reste le même pour une même plante quand la température et la quantité de chlorophylle sont constantes. C'est pourquoi le degré d'atténuation de la lumière du jour doit être diminué dans le cas où l'intensité de cette lumière baisse. Supposons, par exemple, que l'éclairement du jour, à cause du temps pluvieux, ait diminué et que l'énergie de décomposition du gaz carbonique sous les différents châssis soit représentée par la ligne A'B', parallèle à la ligne AB (Voy. le schéma).

Dans ce cas l'énergie de l'incorporation des substances hydrocarbonées doit être représentée par la ligne C'D' parallèle à la ligne CD. Le point O' où la ligne C'D' coupe A'B' correspondra à l'intensité lumineuse N' à laquelle les produits organiques de la photosynthèse sont immédiatement incorporés. La production de substance sèche suivant l'éclairement sera représentée alors par la courbe C'O'A' analogue à la courbe COA. L'intensité

N′ à laquelle correspond le point maximum O′ est égale à l'intensité N à laquelle correspond le point maximum O. Mais à cause de diminution de la lumière du jour cette intensité optimum se trouve maintenant sous un châssis où la lumière du jour est moins atténuée que pour le premier cas.

Les expériences n° 1 et n° 2 faites sur le Mélèze nous ont donné précédemment un exemple bien net de ce fait qu'à une lumière du jour moins vive le maximum de substance sèche était obtenu sous un châssis où cette lumière était moins atténuée que dans le cas d'une lumière extérieure plus forte.

Examinons maintenant ce qui doit se passer quand la quantité de chlorophylle diminue dans la plante. Supposons, par exemple, que pour une plante riche en chlorophylle la quantité d'énergie lumineuse absorbée nécessaire pour la production maximum de substance sèche soit atteinte à une intensité lumineuse relativement faible égale à N (Voy. le schéma); soit la courbe COA avec le point maximum O correspondant à l'intensité lumineuse N; elle représente la production de substance sèche chez cette plante suivant les éclairements sous les divers châssis.

Supposons alors que, sous l'influence d'une cause quelconque, la quantité de chlorophylle soit considérablement diminuée chez cette plante. Dans ce cas, au lieu de la droite AB, ce sera la droite A′B′ qui représentera l'énergie de décomposition du gaz carbonique, et ce sera toujours la ligne CD qui représentera l'incorporation des substances organiques. Alors la quantité d'énergie lumineuse nécessaire à la production maximum de substance sèche ne peut être accumulée qu'à un éclairement extérieur plus fort, égal à N″. La production de substance sèche sera représentée alors par une courbe C′O″A′ avec le point maximum O″ correspondant à l'intensité lumineuse N″ qui est plus forte que l'intensité N.

Nous trouvons un exemple très net de ce cas dans les expériences n° 1 et n° 3 sur le Chanvre.

On comprend aisément que, dans le cas où la quantité de chlorophylle diminue considérablement, une augmentation d'éclairement n'augmente pas la quantité d'énergie lumineuse absorbée. Cette dernière reste constante comme dans

le premier cas que nous avons analysé. Mais la quantité d'énergie lumineuse absorbée nécessaire à la production maximum de la substance sèche peut diminuer, elle aussi, quand la température augmente.

Un exemple très net pour ce phénomène est fourni par les expériences n° 1 et n° 2 sur le Chanvre.

On voit d'après cet exemple que l'action retardatrice de la lumière sur la production de substance sèche commence à se manifester à une intensité d'autant plus faible que la température est plus élevée.

Ce cas peut être représenté sur notre schéma de la façon suivante. Supposons que sous l'influence de l'accroissement de la température, l'énergie de décomposition du gaz carbonique augmente aussi et que cette énergie puisse être représentée d'après l'éclairement par la ligne A″B″ parallèle à la ligne AB (Voy. le schéma). Si l'énergie de l'incorporation des substances hydrocarbonées augmente dans la même proportion que la décomposition du gaz carbonique, elle peut être représentée par la ligne C′D′ parallèle à la ligne CD. Dans ce cas le point maximum pour la production de substance sèche doit correspondre au point O‴ qui coïncide avec la même intensité lumineuse N que le point O. Mais si l'énergie de l'incorporation des substances hydrocarbonées augmente avec la température plus lentement que l'énergie de décomposition du gaz carbonique, la position de point maximum change. Dans ce cas, en effet, le phénomène serait représenté non plus par C′D′ mais par C″D″ et alors le point maximum pour la substance sèche sera O⁗ correspondant à une intensité lumineuse N‴ plus faible que l'intensité N.

Comme nous l'avons vu d'après l'exemple du Chanvre, c'est le dernier cas qu'on observe en réalité. Ce fait est très important au point de vue théorique, car il nous montre qu'une même augmentation de température produit un accroissement de l'incorporation des produits organiques plus faible que celui de la décomposition du gaz carbonique.

Il résulte donc, de tout ce qui précède, que les variations dans l'augmentation du poids sec suivant l'éclairement peuvent être attribuées à une double action de lumière : d'une part à

l'action de cet agent sur la décomposition du gaz carbonique, d'autre part, à son action sur l'incorporation des substances élaborées par les feuilles.

A ce point de vue l'existence d'une intensité lumineuse optimum pour la production de substance sèche est une conséquence directe et nécessaire provoquée par une différence des vitesses des réactions constituant ce phénomène, sous l'influence d'un même éclairement. A cause de cette différence dans la vitesse des réactions, c'est-à-dire, de la décomposition du gaz carbonique, d'une part, et de l'incorporation des substances hydrocarbonées, d'autre part, nous avons alors, pour chaque intensité lumineuse donnée, une résultante qui se traduit par la quantité de substance sèche élaborée. La production maximum de cette substance n'est donc autre chose que la résultante maximum possible pour les réactions qui constituent le phénomène.

Il est bien probable que pour une simple réaction isolée qui correspond à une simple fonction d'un facteur extérieur, il n'existe pas d'intensité optimum pour ce facteur. Ainsi, dans notre cas, si l'on étudie isolément la fonction de la lumière, comme source d'énergie, sur la décomposition du gaz carbonique, on ne trouverait pas vraisemblablement d'optimum pour l'intensité de la lumière. Mais quand on opère avec un organisme vivant, l'isolement d'une simple réaction n'est pas possible et nous sommes forcés de l'étudier toujours liée à une foule d'autres réactions qui ensemble constituent la vie de l'organisme. Dans ces conditions particulières, la vitesse d'une simple réaction ne peut augmenter, sans entrer en collision avec d'autres réactions jusqu'à une certaine limite qui se traduit par le phénomène d'optimum pour la fonction du facteur extérieur qui influence cette réaction.

A ce point de vue, l'existence de l'intensité optimum pour un facteur extérieur qui influence le phénomène physiologique donné n'est pas due à l'action particulière du facteur même, mais à des conditions internes de l'organisme et particulièrement à l'influence d'autres phénomènes liés au premier.

Contrairement alors à l'opinion de M. Blackman (1) qui nie

(1) *Optima and limiting factors.* Loc. cit.

l'existence d'un optimum de température pour la décomposition du gaz carbonique et qui attribue les données affirmatives expérimentales à des défauts de la technique, nous sommes amenés à reconnaître l'existence réelle de cet optimum comme conséquence directe de liaison étroite entre la décomposition du gaz carbonique et d'autres réactions qui se passent dans l'organisme et qui influencent la première.

Nous avons constaté, en outre, que ce qui détermine la production maximum de la substance sèche, ce n'est pas l'intensité lumineuse à laquelle est soumise la plante mais la quantité d'énergie absorbée par la feuille. Quand cette dernière dépasse une certaine limite, la production de substance sèche diminue, c'est ce qui arrive dans le cas où la plante, riche en chlorophylle, subit l'influence d'un fort éclairement extérieur. Une diminution du contenu chlorophyllien est avantageuse dans ces conditions d'éclairement, car de cette façon la plante peut diminuer l'absorption de l'énergie lumineuse et ainsi écarter l'influence défavorable d'une absorption trop considérable.

Les expériences sur le Chanvre, comme nous l'avons vu, nous donnent une preuve directe de cet avantage de la diminution en chlorophylle (Voy. les expériences n° 1 et n° 3 sur le Chanvre).

La plante verte possède donc un moyen pour régler la quantité d'énergie lumineuse absorbée suivant l'éclairement plus ou moins fort qu'elle trouve dans la nature. En diminuant ou en augmentant la quantité de pigment renfermée dans ses feuilles, elle peut s'adapter à un éclairement extérieur donné. Comme nous l'avons vu, le mécanisme de cette adaptation est dû à l'influence de la lumière sur la formation du pigment vert. La quantité de chlorophylle renfermée dans la feuille augmente avec la lumière jusqu'à une certaine limite et diminue ensuite rapidement quand la lumière continue à s'accroître.

Si l'on compare les courbes représentant les variations quantitatives de la chlorophylle à celles relatives aux variations du poids sec des plantes, on constate que, d'une façon générale, les quantités maxima de pigment correspondent à des intensités lumineuses sensiblement plus faibles que celles qui produisent les quantités maximum de substance sèche. D'autre

part, nous avons signalé plusieurs fois les cas où la production maximum de substance sèche correspond à la production minimum de chlorophylle. Ces faits nous montrent que la quantité de chlorophylle n'est pas proportionnelle à l'énergie d'élaboration des substances hydrocarbonées par les feuilles. Les variations quantitatives de ce pigment sont donc dues à une action spéciale de la lumière. C'est pourquoi la capacité d'adaptation d'une plante à l'intensité lumineuse a des limites indépendantes de l'énergie de l'assimilation chlorophyllienne.

Remarquons, en premier lieu, que la diminution ou l'augmentation de la chlorophylle ne se fait pas assez rapidement pour produire immédiatement la quantité de pigment correspondant à chaque éclairement extérieur. Très souvent la plante forme, comme nous l'avons constaté, une quantité trop grande de pigment et alors souffre d'un excès de lumière absorbée quand l'éclairement devient trop intense.

Des recherches futures apprendront sans doute avec quelle vitesse se produisent les variations quantitatives de pigment vert sous l'influence des variations de l'éclairement. D'après les expériences que j'ai faites, il faut penser que ces variations ne se produisent qu'au cours du développement de la feuille, causées par une sorte d'intensité moyenne de lumière suivant la fréquence plus ou moins grande des journées ensoleillées pendant l'expérience.

Remarquons, en second lieu, que la diminution et l'augmentation de la chlorophylle présentent certaines limites bien déterminées suivant l'espèce. Nous avons déjà montré que parmi les plantes étudiées on peut distinguer deux groupes d'espèces. Les espèces pauvres en chlorophylle ne produisent que relativement peu de pigment quelles que soient les conditions extérieures d'éclairement et de température. Ces plantes sont adaptées à un éclairement relativement intense et sont incapables de supporter aisément un affaiblissement considérable de la lumière du jour. Comme types caractéristiques de ces plantes nous avons indiqué le Soleil dans le premier groupe de plantes étudiées et le Pin Pignon dans le second.

Les espèces riches en chlorophylle, au contraire, sont

capables de produire une quantité très grande de pigment quand les conditions extérieures de lumière et de température sont favorables. Ces plantes sont adaptées à un éclairement relativement faible. Les types caractéristiques de ces plantes d'ombre sont le Chanvre dans le premier groupe des espèces mises en expérience, l'Epicea et le Tilleul dans le second. Dans certains cas, ces plantes, en diminuant considérablement leur quantité de chlorophylle, peuvent s'adapter aussi à la lumière du jour non atténuée, comme cela a été constaté pour le Chanvre. Mais, très souvent, les plantes qui préfèrent l'ombre, produisent une quantité trop grande de chlorophylle à une vive lumière et elles souffrent dans ces conditions de l'excès d'énergie lumineuse absorbée par leurs feuilles.

C'est pourquoi, quand nous comparons les différentes espèces entre elles au point de vue de l'augmentation du poids sec, nous constatons que la valeur de l'optimum lumineux nécessaire à la production maximum de substance sèche, est moindre pour les espèces riches en chlorophylle que pour les espèces pauvres en ce pigment. En pratique, on obtient alors le poids sec maximum chez les plantes du premier type à un degré d'atténuation de la lumière du jour plus fort que pour celles du second.

Outre les particularités spécifiques qui se manifestent dans la production très différente de la chlorophylle chez les diverses espèces étudiées, il faut signaler encore les particularités relatives à la production de substance sèche. On comprend *a priori*, qu'une même quantité de lumière absorbée par les feuilles de diverses espèces, peut produire une quantité de matière sèche différente, suivant l'énergie d'incorporation des substances hydrocarbonées. Cette énergie peut varier suivant l'espèce, et nous avons certaines indications dans ce sens, si nous examinons les résultats des expériences simultanées faites sur l'Epicea, le Mélèze et le Pin silvestre. Comme nous l'avons vu, de ces trois espèces c'est l'Epicea qui produit le plus de substance sèche quand la température est relativement basse ; au contraire, à une température plus élevée, c'est le Mélèze et le Pin qui dominent dans l'augmentation du poids sec.

Il est très probable que ce phénomène est dû à l'énergie spécifique de l'incorporation des substances élaborées par les feuilles, énergie qui varie inégalement suivant la température chez les diverses espèces. Cette incorporation des substances hydrocarbonées peut aussi varier inégalement chez les différentes espèces, suivant l'éclairement extérieur. Mais ces dernières variations ne sont pas assez grandes pour empêcher l'influence prépondérante de la quantité de chlorophylle. Comme nous l'avons vu, malgré ces variations, les espèces les plus pauvres en pigment vert demandent toujours un éclairement extérieur plus fort pour la production maximum de substance sèche que les espèces riches en ce pigment.

Le développement extérieur de la plante ainsi que la croissance de la tige et de la racine ne coïncident pas toujours avec l'augmentation du poids sec.

Le cas le plus simple se présente quand la croissance des deux organes augmente régulièrement avec l'intensité lumineuse jusqu'à un maximum et baisse ensuite quand la lumière devient trop forte. Dans ce cas, le développement de la plante reflète exactement la production de substance sèche suivant l'éclairement, comme nous l'avons vu chez le Pin silvestre, chez le Frêne, etc.

D'autre part, l'influence favorable d'un éclairement moyen sur l'assimilation chlorophyllienne est renforcée ici par le développement plus rapide des parties éclairées de la plante, c'est-à-dire par l'augmentation du tissu assimilateur.

Mais très souvent le développement de la tige est différent de celui de la racine.

D'après les résultats que nous avons obtenus, il peut se présenter trois cas différents : 1° l'allongement de la tige plus ou moins régulier avec la diminution de la lumière ; 2° l'allongement de la tige jusqu'à un maximum et une diminution postérieure quand la lumière continue à diminuer ; 3° l'allongement de la tige jusqu'à un maximum qui reste constant quand la lumière continue à s'affaiblir.

Le premier de ces cas a été constaté d'une façon nette chez le *Pisum* et le *Picea* ; le second chez le *Cannabis* et le *Pinus silvestris*, et le troisième chez le *Larix*. Chez le *Lupinus*, dans

l'expérience n° 3, se trouve réalisé le premier cas, et dans l'expérience n° 2, le second cas.

On voit donc que l'allongement de la tige n'est pas dû exclusivement à l'intensité de l'éclairement. En partant des idées précédemment émises sur l'intervention de la lumière dans l'incorporation des substances organiques élaborées par les feuilles, nous pouvons expliquer la croissance de la tige de la façon suivante.

A la lumière du jour non atténuée l'incorporation des substances hydrocarbonées dans les parties éclairées de la plante reste faible pendant les heures les plus claires de la journée. C'est pourquoi la croissance de la tige à cette lumière est ralentie pendant tout ce temps. A mesure que l'atténuation de la lumière du jour sous les châssis devient de plus en plus forte, l'énergie d'incorporation des substances hydrocarbonées augmente en même temps. Mais à une lumière trop faible la quantité absolue des substances organiques élaborées par les feuilles diminue considérablement et la croissance de la tige doit s'affaiblir à cette lumière à cause du manque de substances plastiques. C'est pourquoi, quand les substances plastiques proviennent de l'assimilation chlorophyllienne, l'allongement de la tige atteint son maximum à un éclairement moyen.

Le développement de la racine n'est pas influencé directement par la lumière ; il dépend exclusivement de la quantité de substances organiques venant des feuilles. A la lumière du jour non atténuée quand le développement de la tige est ralenti par un éclairement trop fort, la quantité des substances organiques transportées dans la racine atteint son maximum. Mais quand la lumière devient plus faible, la quantité de ces substances destinée à la nutrition de la racine diminue rapidement, non seulement parce que l'assimilation chlorophylienne diminue, mais aussi parce qu'une plus grande partie des substances élaborées par les feuilles est incorporée dans la tige.

C'est pourquoi, alors que le développement de la tige augmente encore, celui de la racine diminue de plus en plus avec l'atténuation de la lumière du jour.

Si l'on prend la longueur totale de la plante, on constate

que, d'une façon générale, cette longueur augmente jusqu'à un maximum quand la lumière s'affaiblit et diminue ensuite lorsque la lumière continue à décroître. Mais les cas où le développement de la plante entière suit exactement l'énergie de la production de substance sèche sont assez rares. D'une façon générale, la croissance de la plante est plus forte à la lumière faible et elle est plus faible à la lumière vive qu'elle ne le serait si l'on mesurait ce phénomène par la production de substance sèche.

Ici encore le développement de la tige suivant l'éclairement joue un rôle principal, car nous avons enregistré des cas où la production maximum de substance sèche, à la lumière du jour non atténuée, correspond à la longueur minimum de la tige et de la plante entière malgré un fort développement de la racine. Ce fait nous montre qu'un ralentissement dans le développement des parties éclairées de la plante n'empêche pas une accumulation très grande de substance sèche.

Il est intéressant de remarquer aussi qu'une certaine atténuation de la lumière du jour provoque non seulement l'allongement de la tige, mais aussi un plus fort développement de la surface des limbes de feuilles, comme on le voit chez le Tilleul, chez le Frêne et chez les Érables.

L'ensemble de ces faits nous amène à penser que l'action spécifique de la lumière sur la croissance des parties éclairées de la plante, ainsi que le rôle de ce facteur dans les phénomènes d'héliotropisme, doivent être attribués à son influence sur la nutrition cellulaire qui est constituée par les transformations chimiques de matières organiques primitivement élaborées. Il est probable, d'autre part, que le mécanisme de cette influence est basé sur l'action directe de la lumière dans les phénomènes de la formation et de la destruction des enzymes qui provoquent la plupart des transformations chimiques dans l'organisme.

Malgré que le rôle physiologique de la lumière à ce point de vue reste encore tout à fait inconnu, nous possédons déjà quelques faits qui donnent certaines indications positives pour notre hypothèse. Ainsi on connaît que les rayons les plus réfrangibles du spectre solaire activent la destruction des

enzymes diastatiques. D'autre part, M. Palladine (1) a observé l'influence favorable de l'éclairement sur la formation des enzymes respiratoires (oxygénase et peroxydase) chez les plantules mises en contact avec des solutions sucrées.

En tout cas ce sont les recherches futures qui montreront jusqu'à quel point notre hypothèse est exacte.

La quantité de substance sèche par rapport aux poids frais diminue le plus souvent avec la lumière. On pourrait donc attribuer ce fait à une influence indirecte de la lumière, et le considérer comme une conséquence de l'affaiblissement de la transpiration correspondant à la diminution de l'intensité lumineuse.

Mais nous avons constaté chez un petit nombre d'espèces que la quantité relative de la substance sèche augmente, quand la lumière diminue, jusqu'à un maximum qui correspond à un éclairement relativement faible. Il faut donc penser que ce n'est pas la transpiration seule qui détermine la quantité d'eau dans le tissu vivant.

Excepté quelques cas signalés plus haut, l'énergie de la transpiration ne paraît pas jouer un rôle important dans le phénomène de la production totale de substance sèche.

CONCLUSIONS

En résumé, de tout ce que nous venons d'exposer on peut tirer les conclusions générales suivantes :

1° La production de la substance sèche chez les plantes vertes est déterminée par la quantité d'énergie lumineuse absorbée, variable avec l'intensité de l'éclairement et la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles.

2° La quantité de chlorophylle des feuilles d'une même plante n'est pas constante, mais elle varie avec l'éclairement. Dans les conditions naturelles d'éclairement, les quantités minima de chlorophylle correspondent à la lumière du jour non atténuée, chez toutes les espèces étudiées. D'une façon

(1) W. Palladin, *Bildung der verschiedenen Atmungsenzyme in Abhängigkeit von dem Entwicklungsstadium der Pflanzen* (Berichte d. Deutsch. Botan. Ges., t. XXIV ; 1906 ; p. 97-107).

générale, la chlorophylle augmente rapidement quand on atténue la lumière du jour, et, après avoir atteint un maximum, elle baisse lentement si la lumière continue à s'affaiblir.

3° Chez une même espèce, la quantité maxima de pigment correspond à un éclairement d'autant plus faible que la température est plus élevée.

4° Parmi les espèces étudiées, il faut distinguer les plantes qui ne produisent que relativement peu de chlorophylle, quelles que soient les conditions extérieures de l'éclairement et de la température, et les plantes qui peuvent en accumuler une quantité considérable. Chez les plantes pauvres en chlorophylle, les variations quantitatives du pigment suivant l'éclairement et la température sont plus faibles que chez les espèces riches en chlorophylle. En outre, ces dernières plantes demandent pour produire la quantité maximum de chlorophylle un éclairement plus faible que les plantes du premier groupe.

5° D'une façon générale, la quantité maxima de pigment correspond à un éclairement sensiblement inférieur à celui qui produit l'augmentation maxima du poids sec de la plante. Ce fait semble prouver que la production de la chlorophylle n'est pas proportionnelle à la quantité des substances hydrocarbonées élaborées par les feuilles, et que la lumière exerce une action spéciale dans la formation du pigment,

6° La production de substance sèche augmente avec la lumière absorbée par la feuille jusqu'à un certain maximum, et diminue ensuite quand la quantité de l'énergie lumineuse absorbée continue à augmenter. La quantité optima de l'énergie absorbée reste constante pour une même espèce à une température constante, mais elle diminue quand cette dernière augmente.

7° L'intensité optima d'éclairement pour la production de substance sèche varie suivant la quantité de chlorophylle renfermée dans les feuilles.

Cette intensité optima augmente quand la chlorophylle diminue et *vice versa*.

8° Dans les conditions naturelles d'éclairement, la production maxima de substance sèche chez les plantes pauvres en chlorophylle correspond à la lumière du jour un peu atténuée

ou non atténuée ; au contraire, chez les espèces riches en pigment vert cette production maxima correspond à une forte atténuation de la lumière du jour.

9° D'une façon générale, le développement extérieur de la plante suivant l'éclairement est en rapport avec la quantité de substance sèche produite. Mais la croissance n'est pas exactement proportionnelle à la production de cette substance, car elle est plus faible (à une lumière vive) et elle est plus forte (à une lumière faible) qu'elle ne le serait si l'on prenait pour mesure l'augmentation du poids sec. La croissance comparée de la tige et de la racine présente un certain antagonisme ; d'une façon générale, le développement de la racine augmente et celui de la tige diminue avec l'intensité de l'éclairement. Cet antagonisme apparent est dû à une action retardatrice de la lumière sur la croissance de la tige, ce qui augmente le transport des substances organiques élaborées par les feuilles dans la racine, quand la lumière est très vive.

Un trop fort éclairement diminue le développement de la tige et de la racine à la fois, à cause de la moindre production de substance sèche sous cette lumière intense.

Le développement des limbes de feuilles est influencé aussi par l'éclairement extérieur. D'une façon générale, la surface du limbe augmente jusqu'à un maximum, quand la lumière diminue et décroît ensuite lorsque la lumière continue à s'affaiblir.

10° En dehors de quelques exceptions, la transpiration ne paraît pas avoir une influence sensible sur la quantité totale de substance sèche produite.

11° La quantité de substance sèche par rapport au poids frais diminue, d'une façon générale, avec la lumière. Ce phénomène peut être attribué à l'influence de la transpiration qui diminue, elle aussi, avec la lumière. Cependant quelques exceptions semblent montrer qu'il existe en outre une influence spécifique de la lumière sur la quantité d'eau dans le tissu vivant.

12° Toutes les plantes vertes sont capables de régler la quantité d'énergie lumineuse absorbée, et ainsi d'éviter en partie l'influence défavorable d'un excès de la lumière sur la produc-

tion de substance sèche. Ce réglage se fait par une diminution ou une augmentation dans la production de chlorophylle suivant les variations de l'éclairement au cours du développement de la plante.

Les plantes pauvres en chlorophylle ne peuvent éprouver que de faibles variations quantitatives de ce pigment et par suite sont adaptées aux éclairements sensiblement plus forts que les plantes riches en chlorophylle. Ces dernières, en augmentant de beaucoup la quantité de leur pigment, peuvent s'adapter à un éclairement relativement très faible. Elles peuvent supporter aussi une lumière vive en diminuant la quantité de chlorophylle renfermée dans leurs feuilles. Mais, d'une façon générale, les plantes de ce type sont adaptées à un éclairement extérieur relativement faible.

13° Au point de vue biologique, la formation de massifs par les plantes qui poussent sur un même terrain, doit être considérée comme avantageuse pour l'accumulation de la substance sèche, car elle a pour résultat une certaine atténuation de l'éclairement du jour.

14° Au point de vue physiologique, les variations du poids sec chez les plantes poussées aux divers éclairements extérieurs ont pour cause principale les variations de l'assimilation chlorophyllienne proprement dite. L'action de la lumière dans ce phénomène ne se borne pas à la décomposition du gaz carbonique ; cet agent influence aussi la vitesse d'incorporation des substances hydrocarbonées élaborées par les feuilles. D'une façon générale, la première de ces réactions exige une intensité d'éclairement beaucoup plus forte que la seconde. Pour cette dernière il existe une intensité lumineuse optimum en deçà et au delà de laquelle le phénomène se ralentit rapidement.

C'est par cette action retardatrice d'une vive lumière sur l'incorporation des substances hydrocarbonées et une accumulation considérable de ces substances dans le tissu assimilateur qu'on peut expliquer l'abaissement de l'énergie assimilatrice, et par suite de la production de substance sèche quand l'éclairement extérieur dépasse une certaine limite. Le maximum de la production de substance sèche n'est donc autre

chose que la résultante maximum des vitesses différentes de la décomposition du gaz carbonique et de l'incorporation des substances hydrocarbonées suivant l'éclairement.

Étant donné que les transformations chimiques qui constituent l'incorporation des substances élaborées par les feuilles sont de nature diastatique, il est probable que l'action de la lumière dans ces transformations est due à l'influence de ce facteur sur la formation et la destruction des enzymes.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Structure du pistil et de l'ovule, du fruit et de la graine des Acanthacées. Dédoublement de cette famille, par Ph. Van Tieghem..... 1
Recherches sur les plantes aquatiques, par L. François..... 25
Restauration du genre Hexacentre dans la famille nouvelle des Thunbergiacées, par Ph. Van Tieghem..... 111
Sur les canaux à mucilage des Pipérées, par Ph. Van Tieghem..... 117
Remarque sur l'orientation de l'embryon des Caprifoliacées, par Ph. Van Tieghem..... 128
Recherches anatomiques sur la classification des Genêts et des Cytises, par F. Pellegrin..... 129
Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses, par W. Lubimenko..... 321

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

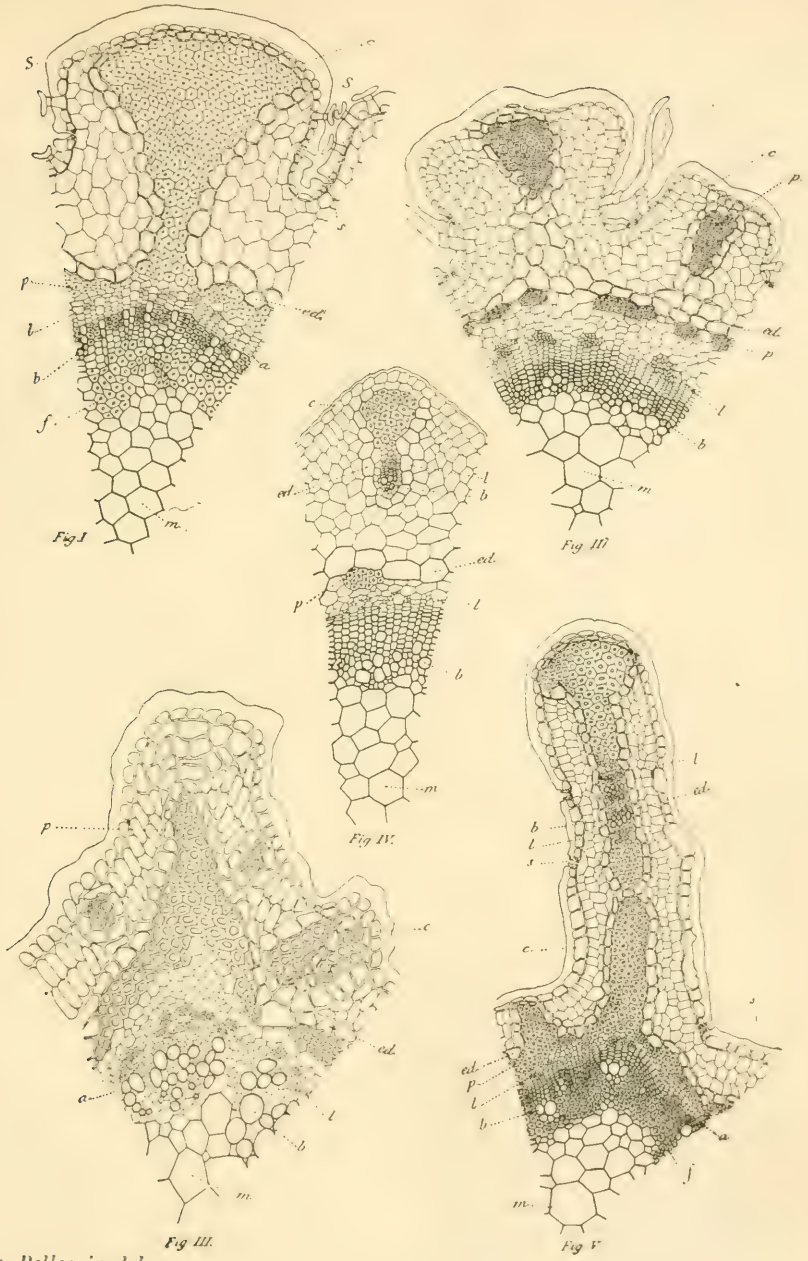
CONTENUES DANS CE VOLUME

Planche 1. — Structure des Génistées.
Figures dans le texte 1 à 67 : Forme et structure des plantes aquatiques.
Figures dans le texte 1 à 29 : Structure des Génistées.
Figures dans le texte 1 à 16 : Production de la chlorophylle.

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

François (L.). — Recherches sur les plantes aquatiques..... 25
Lubimenko (W.). — Production de la substance sèche et de la chlorophylle aux différentes intensités lumineuses..... 321
Pellegrin (F.). — Recherches anatomiques sur la classification des Genêts et des Cytises. 129
Tieghem (Ph. Van). — Structure du pistil et de l'ovule, du fruit et de la graine des Acanthacées. Dédoublement de cette famille..... 1
Tieghem (Ph. Van). — Restauration du genre Hexacentre dans la famille nouvelle des Thunbergiacées..... 111
Tieghem (Ph. Van). — Sur les canaux à mucilage des Pipérées..... 117
Tieghem (Ph. Van). — Remarque sur l'orientation de l'embryon des Caprifoliacées..... 128



Fr. Pellegrin del.

STRUCTURE DE L'ENTRE-NŒUD DES GÉNISTÉES.

Fig. 1, *Erinacea pungens*, tige à stèle ailée par le péricycle. — Fig. 2, *Cytisus multiflorus*, tige à stèle cylindrique avec méristèles corticales exclusivement fibreuses. — Fig. 3, *Genista ulicina*, tige à stèle ailée avec méristèles corticales incomplètes fibreuses. — Fig. 4 et 5, *Genista tinctoria* et *Genista pteroclada*, tige à stèle ailée avec méristèles corticales complètes. — *S*, sillon séparant deux côtes ; *c*, épiderme ; *s*, stomates ; *ed*, endoderme ; *p*, fibres ; *l*, liber ; *b*, bois ; *a*, assise génératrice ; *f*, fibres ligneuses ; *m*, moelle.

MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS — VIe ARR.

FLORE GÉNÉRALE

DE L'INDO-CHINE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

H. LECOMTE
Professeur au Museum d'Histoire naturelle de Paris

L'ouvrage formera environ 7 volumes gr. in-8 de chacun 500 pages, illustrés de figures dans le texte et de 150 planches hors texte en lithographie, la plupart doubles.

VIENT DE PARAITRE :

TOME II. — Fascicule I

Sabiacées, Anacardiacées, Moringacées, Connaracées
Par H. LECOMTE

1 vol. grand in-8, de 56 pages, avec 7 figures et 1 planche hors texte..... 3 fr. 50

DÉJA PARUS :

TOME I. Fascicule I. *Renonculacées, Dilléniacées, Magnoliacées, Anonacées*, par FINET et GAGNEPAIN. (112 pages, 14 planches hors texte). 10 fr.

TOME VI. Fascicule I. *Hydrocharitacées, Burmanniacées, Zingibéracées, Marantacées*, par GAGNEPAIN. (128 pages, 13 figures et 3 planches). 9 fr.

Vient de paraître :

Galles de Cynipides

RECUEIL DE FIGURES ORIGINALES

EXÉCUTÉES SOUS LA DIRECTION
Du Dr JULES GIRAUD

AVEC UN TEXTE
Par G. DARBOUX et C. HOUARD

1 vol. grand in-4, avec 15 magnifiques planches hors texte en couleurs et 3 planches en noir..... .... 30 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Recherches anatomiques sur la classification des Genêts et des Cytises, par F. Pellegrin 129
Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs, aux diverses intensités lumineuses, par M. W. Lubimenko 321
Table des matières contenues dans le tome VII 415
Table des planches et des figures dans le texte contenues dans le tome VII 416
Table des articles par noms d'auteurs 416

TABLE DES PLANCHES ET FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planche I. — Structure de la tige des Génistées.
Figures dans le texte 1 à 29. — Structure des Génistées.
Figures dans le texte 1 à 16. — Production de la chlorophylle.

1642-08. — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VIII

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1908

Droits de traduction et de reproduction réservés.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VIII. — Nos 1 à 3.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1908

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juillet 1908
Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VII de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies,		30 vol.	(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894)	Chaque partie	20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.			330 fr.

CONTRIBUTION

A

L'ÉTUDE DES MORTIÉRELLÉES

Par M. J. DAUPHIN

COLUMBIA UNIVERSITY
LIBRARY

INTRODUCTION

La biologie des champignons est à l'heure actuelle un vaste champ ouvert à l'investigation de tous les chercheurs. Les devanciers n'ont rien laissé, ou presque rien, à glaner dans le domaine de la morphologie et de l'anatomie. Ils ont tout décrit, tout examiné, sinon en fait, du moins par la pensée. C'est surtout dans le domaine de la physiologie et de la biologie que le chercheur de l'avenir pourra espérer trouver des faits nouveaux qui, en s'accumulant peu à peu, finiront par nous éclairer sur le mode d'existence et le développement de nombreux êtres vivants qu'on ne soupçonnait guère il y a cinquante ans.

Aujourd'hui, on a une tendance trop facile à émettre des hypothèses scientifiques. On observe un fait et, l'imagination aidant, on part de ce fait pour échafauder tout un système (qu'on érigerait pour un peu en une loi absolue), concernant la vie et le développement d'organismes dont l'existence se peut à peine déceler, même à l'aide des instruments les plus perfectionnés. J'ai cherché, j'ai observé quelques faits. Je les apporte ici, très modestement, comme une faible contribution à l'édifice considérable de la biologie des Mucorinées.

La lecture attentive de quelques mémoires originaux et non des moins connus dans la science, m'a montré que nous ne

savons pas grand'chose de la vie des êtres inférieurs. Tant de facteurs interviennent dans leur développement, qu'il est juste de dire, malgré tous les faits accumulés, que nous ignorons, en somme, presque complètement la biologie des champignons.

J'avais d'abord l'intention d'étendre mes recherches à la physiologie des Mucorinées en général, mais je me suis aperçu bien vite que le sujet était beaucoup trop vaste et qu'il était préférable de restreindre le champ de mes expériences à une seule espèce ; j'ai choisi le *Mortierella polycephala* parce que les champignons de ce groupe sont peu connus, mais il faut reconnaître que leur étude offre des difficultés pratiques qu'on ne rencontre pas chez les autres Mucorinées.

Dans le travail qui va suivre, je commencerai par faire un résumé très court de l'historique des travaux concernant les Mucorinées; j'étudierai ensuite la systématique du groupe des Mortiérellées (1), puis j'aborderai la description et la physiologie du *Mortierella polycephala*.

J'exprimerai tout d'abord ma reconnaissance à M. le professeur Matruchot qui, dans ses leçons à la Sorbonne en 1900, m'a initié aux études si intéressantes de la Cryptogamie et qui n'a cessé depuis ce temps, et chaque fois que l'occasion s'en présentait, de m'aider de ses conseils et de son expérience.

J'adresserai aussi tous mes remerciements à M. le professeur Gaston Bonnier, membre de l'Institut, qui a bien voulu, depuis longtemps, m'ouvrir les portes de son laboratoire et à M. Henri Fischer, maître de conférences adjoint de zoologie à la Faculté des Sciences, qui m'a donné toutes facilités pour mener à bien ce travail.

Je n'oublierai pas M. le professeur Curie, si tôt enlevé à la science et dont l'accueil fut toujours encourageant pour ceux qui ont pu le voir et profiter de ses conseils.

Ce travail, commencé au laboratoire de Botanique de la Sorbonne, a été terminé au laboratoire du P. C. N.

(1) Je laisserai de côté, dans cette étude, le genre *Herpocladium* Schrœter, et je ne m'occuperai que du genre Mortierella le plus important de la famille des Mortiérellées.

I

HISTORIQUE

Les travaux qui traitent des Mucorinées sont très nombreux, et s'il fallait citer tous les ouvrages parus depuis un demi-siècle sur cette question, la liste en serait longue et peut-être fastidieuse. J'essaierai d'en donner un court aperçu, en m'en tenant, autant que possible, au point de vue physiologique et morphologique.

Avant la publication des travaux de MM. Van Tieghem et Le Monnier, en 1873, l'étude des Mucorinées est à l'état rudimentaire ; on pourrait même dire qu'elle est un peu fantaisiste, tant il s'est introduit d'erreurs dans la façon de considérer les champignons inférieurs, de les caractériser et d'en déterminer les affinités. On admet avec Carnoy et Klein [1] *, un polymorphisme qui ramène à une seule et même origine des types aujourd'hui reconnus comme bien différents. MM. Van Tieghem et Le Monnier [5] s'élèvent avec juste raison contre un polymorphisme exagéré qui tend à réunir sous une même espèce un *Mucor racemosus* et un *Botrytis*, un *Pilobolus* et un *Mucor* et surtout à prétendre à la transformation de ces champignons l'un dans l'autre.

De Bary et Woronine avaient bien, quelques années auparavant, préconisé l'usage des cultures pures, mais ils se contentaient de cultiver sur porte-objet découvert, de sorte qu'ils ne donnaient pas à la méthode toute la rigueur qu'elle doit comporter et c'est ainsi qu'ils en arrivaient à confondre *Mucor Mucedo*, *Mucor bifidus*, *Mucor racemosus*, *Thamnidium elegans*, et *Chætocladium Jonesii* [4].

Les recherches de Brefeld, en 1872, celles de Van Tieghem et Le Monnier en 1873, 1875 et 1876, en même temps qu'elles introduisaient dans la Science une méthode de recherches des plus rigoureuses et des plus précises, remettaient bien des choses au point.

* Les chiffres entre crochets renvoient à l'index bibliographique.

Brefeld, en 1872, montre l'indépendance des deux genres *Mucor* et *Chætocladium*; MM. Van Tieghem et Le Monnier [5] [6] [7] en suivant depuis la spore le développement de nombreuses espèces, font connaître des types nouveaux et bien caractérisés, et donnent des détails intéressants sur la biologie des Mucorinées. Ils observent les mouvements du protoplasma, la cicatrisation facile des blessures, la formation des cloisons et la production des cristalloïdes de mucorine. Parmi de nombreuses espèces de Mucorinées, ces auteurs décrivent dix espèces nouvelles de *Mortierella* et en établissent la classification. Ils décrivent les différents organes reproducteurs qu'on rencontre dans cette tribu, les stylospores échinées, les chlamydospores, les sporanges et les zygospores dont ils observent la formation chez le *Mortierella nigrescens*. Ils attribuent surtout à l'appauvrissement en oxygène et au ralentissement qui en résulte dans la combustion respiratoire, l'apparition des zygospores et des azygospores. « La plante forme tout d'abord, dans un milieu très nutritif, des chlamydospores; lorsque la pression de l'oxygène dans l'atmosphère arrive à descendre au-dessous d'une certaine valeur, la plante, supposée encore abondamment pourvue de protoplasma, ne peut plus former de sporanges; elle consacre alors tout son protoplasma à produire des zygospores ou des azygospores; *elle se conserve* » [7] (p. 323).

Brefeld, à peu près à la même époque, détermine une nouvelle espèce de *Mortierella*, *Mortierella Rostafinskii* [10] et en décrit la zygospore; mais il n'observe pas les stylospores échinulées que M. Van Tieghem considère comme caractéristiques des Mortiérellées.

M. G. Bainier, en 1883 [10], décrit quelques espèces nouvelles de Mucorinées et, la même année, publie quelques remarques concernant la formation des zygospores. M. G. Bainier déduit de ses expériences que la nature du substratum a beaucoup d'importance sur la production des zygospores : « Il ne suffit pas que la nourriture soit convenable, il faut qu'elle soit disposée convenablement; il faut que le thalle puisse s'étendre soit en largeur, soit en profondeur lorsque les zygospores se forment dans la masse du substratum. L'excès d'humidité empêche la formation des zygospores; la tempéra-

ture et l'absence de parasites ont aussi une influence » [12], (p. 345 et suiv.).

M. Vuillemin, en 1887, publie une étude biologique intéressante sur les champignons et décrit plusieurs espèces nouvelles de Mucorinées [13]. Il étudie en détail la formation des appareils reproducteurs et en particulier cellle des zygospores ; pour *Mucor heterogamus*, il admet que la différence des deux branches copulatrices est le résultat d'une différence d'alimentation et par suite un simple phénomène végétatif et non pas une différence sexuelle. « Le filament qui porte les branches copulatrices de la zygospore est l'homologue du support du sporange ; la cloison qui isole le gamète est l'homologue de la columelle et les gamètes eux-mêmes ont la même origine et la même valeur morphologique que les sporanges. Les gamètes quoique inégaux, ne présentent pas de différence sexuelle. »

En 1891, M. Alfred de Wèwre [14] étudie les Mucorinées au point de vue histologique.

M. Dangeard, puis M. Léger [15] à [18], dans une série de notes parues dans le *Botaniste* de 1894 à 1898, ou dans les Comptes Rendus de l'Académie, donnent des renseignements intéressants sur la structure histologique des Mucorinées et de leur noyau, sur les variations qu'elle présente, sur la distribution des noyaux dans le thalle, le sporange et les spores. Ils constatent que les renflements qui doivent se fusionner pour former les zygospores contiennent de nombreux noyaux.

M. Dangeard, de son côté, étudie plus spécialement dans le *Botaniste* [15] l'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante et arrive à *cette conclusion que la reproduction sexuelle n'est qu'une modification de l'autophagie primitive.*

M. Matruchot [21], en 1899, décrit une structure particulière du protoplasma chez *Mortierella reticulata*. Il étudie l'action des pigments bactériens en nature sur le protoplasma des organismes vivants, et il préconise une méthode de coloration qui lui a très bien réussi. Il obtient de très bonnes colorations du contenu cellulaire de *Mortierella* par le pigment d'organismes chromogènes, tels que *Bacillus violaceus*, *Bacterium violaceum* et *Fusarium polymorphum*.

Dans un ouvrage remarquable et fort bien documenté,

Klebs, en 1896 et 1898 [23], étudie la morphologie et la physiologie d'*Eurotium repens*, de *Mucor racemosus* et de *Sporodinia grandis*. Il recherche l'influence de l'humidité et de l'oxygène, de la température et de la lumière, de la nourriture sur la formation des spores et des zygospores. Comme j'aurai plusieurs fois à citer cet auteur dans la suite de ce travail, je ne m'étendrai pas plus longuement sur ses travaux bien connus.

Alfred Lendner, en 1897 [25], étudie l'influence combinée de la lumière et du substratum sur le développement des champignons. Les résultats qu'il donne sont très variables. Sur un substratum solide, toutes les Mucorinées mises en expérience ont développé partout des sporanges ; une différence s'est fait sentir seulement dans la longueur des filaments sporangifères qui peuvent être plus du double plus longs dans l'obscurité, la lumière rouge et la lumière jaune. Dans les milieux liquides, l'influence de la lumière varie selon l'espèce. Lendner considère que la cause déterminant l'apparition des sporanges réside plutôt dans un phénomène de nutrition. L'action des rayons lumineux est secondaire, quoique manifeste pour certaines espèces et variable suivant les milieux.

Bien avant Lendner, Fries, de Bary, Brefeld, Klein, Bachmann avaient étudié l'action de la lumière sur les champignons et indiquaient des résultats sensiblement différents suivant les auteurs.

Hans Bachmann, en 1900 [45], décrit une nouvelle espèce de *Mortierella*, le *Mortierella Van Tieghemi*, et en fait une étude biologique approfondie, mais il est possible que tous les résultats qu'il indique sur la physiologie de ce champignon ne soient pas absolus, car toutes ses cultures ne sont pas faites en milieux stérilisés, et l'auteur lui-même ajoute, que le manque d'appareil de stérilisation à tension de vapeur, l'oblige à rechercher l'action des bactéries sur le *Mortierella Van Tieghemi*.

En 1903, M. Matruchot décrit *Cunninghamella africana* et montre que c'est là une Mucorinée végétant uniquement sous forme conidienne [46].

Enfin, plus récemment, dans une série de notes publiées de

1904 à 1907, M. Francis Blakeslee [30 à 33] étudie les Mucorinées plus spécialement au point de vue de la reproduction sexuelle.

Il établit que la production des zygospores chez les Mucorinées dépend avant tout de la nature particulière de chaque espèce et ensuite, secondairement, des facteurs extérieurs.

En considérant le mode de formation des zygospores des Mucorinées, il les divise en deux groupes principaux qu'il désigne respectivement sous les noms de *Homothalliques* et *Hétérothalliques*.

Dans le groupe des Homothalliques, comprenant la minorité des espèces, les zygospores se développent aux dépens de filaments du même thalle ou du même mycélium et elles peuvent être obtenues en partant de la germination d'une seule spore.

Dans le groupe des Hétérothalliques, comprenant probablement la grande majorité des espèces, les zygospores se développent aux dépens de filaments issus de thalles ou de mycélium différents et ne peuvent jamais être obtenues par germination d'une seule spore.

Les filaments sexuels d'une même espèce présentent en général une différence plus ou moins marquée dans la puissance de leur développement, différence que l'auteur indique conventionnellement par le signe + ou le signe —.

Dans les espèces hétérothalliques, on trouve des filaments qui ne peuvent réagir avec les filaments + ou — de la même espèce ; ce sont les filaments *neutres*.

II

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE DE LA FAMILLE DES MORTIÉRELLÉES

Vingt-sept espèces différentes se rattachent au genre *Mortierella* ; une espèce, qui n'est peut-être pas un *Mortierella*, mais plutôt un *Hydrophora*, a été décrite par Bonorden sous le nom de *Mortierella umbellata* : Fischer la considère comme un *Hydrophora*.

Le genre *Mortierella* a été créé, en 1863, par le botaniste belge Coëmans, qui lui a donné ce nom en l'honneur de M. B. du Mortier, président de la Société Botanique et Membre de l'Académie Royale de Belgique.

Coëmans a découvert le champignon nouveau, vivant en parasite sur les grands champignons en voie de décomposition, où il forme un duvet blanc, laineux, très fin et très délicat. Il disparaît promptement dans les herbiers.

« Au microscope, il se montre formé d'un système radicellaire peu remarquable, de filaments mucoréens rampants, non cloisonnés, très longs et peu rameux, enfin de cellules fructifères dressées, très nombreuses et disposées ordinairement sur des gonflements gibbeux de la tige.

« Les cellules fructifères sont comparativement courtes (1/4 à 1/5 de mm.), renflées vers le milieu et effilées vers la pointe que termine un assez gros sporange. Sous celui-ci s'en trouvent d'autres (2 à 9) d'ordinaire plus petits portés sur de courts pédicelles et disposés en faux verticilles, irrégulièrement espacés.

« Les sporanges sont incolores, oligospores (4 à 20), dépourvus de sporophore intérieure, et renfermant des spores incolores, ovales ou arrondies dont le contenu est homogène ou présente parfois un nucléus central. Quant à la dimension des spores, elle est trop variable pour qu'on puisse s'en servir comme caractère ; elle est ordinairement proportionnelle au volume du sporange et varie souvent dans un même réceptacle. Les spores se forment par voie de génération libre comme dans les Mucorinées.

« Le développement des cellules fructifères n'offre rien de très remarquable. Après s'être dessinée comme un mamelon conique ou arrondi, la cellule fructifère s'élève sous forme de stolon opaque et obtus, dont le sommet s'étrangle et devient un premier sporange, le sporange terminal. Le pédicule de celui-ci, sensiblement plus mince que le reste de la cellule, s'allonge, ensuite et émet sur le côté quelques légères saillies qui grandissent et deviennent à leur tour des pédicelles portant les sporanges latéraux. Chaque sporange est séparé de son pédicelle par une petite cloison, la seule qu'offre la plante. Après quatre ou cinq jours, la paroi sporangienne se rompt et tombe avec les spores, tandis que le tronc de la cellule fructifère subsiste encore un couple de jours avant de s'affaisser définitivement. »

Cette étude, quoique incomplète, permet cependant à Coëmans de définir les caractères du *Mortierella* n. g. et de le placer à côté des *Mucor* à cause de la nature de ses membranes, de la forme des sporanges, de son port et de tous ses autres caractères ; et il le définit de la façon suivante :

Mortierella n. g. Coëmans.

Mycélium de Mucorinées, parasite sur divers champignons,

Fig. 1. — *Mortierella polycephala.* — *a*, Groupe de cellules fructifères pleinement développées, gr. 110; *b*, Jeunes cellules fructifères au moment de la formation des sporanges, gr. 110; *c*, Groupe de cellules fructifères offrant les variations extrêmes pour le nombre des sporanges (110); *d*, Spores ordinaires (220); *e*, Spores nucléées (220). Reproduit d'après Coëmans (Bulletin de l'Ac. Royale des Sciences, des lettres et beaux-arts de Belgique, 22e année, 2e série, t. XV, 1863).

superficiel en grande partie, étalé, incolore. Cellules fructifères dressées, renflées, ramifiées, à plusieurs têtes. Sporanges oli-

gospores, dépourvus de columelles ou de néosporanges. Spores de mucorinées.

Le **Mortierella polycephala** que Coëmans étudie pour la première fois est caractérisé comme il suit :

« Hyphes rampants, *incolores*, très longs, peu enchevêtrés, parfois renflés ; cellules fructifères courtes, très nombreuses, groupées en faisceaux, atténuées à la partie supérieure, ramifiées ; rameaux courts, étalés, terminés par un sporange arrondi ; sporanges *incolores*, à demi transparents, 4-20 spores lisses ; spores ovales ou arrondies.

Habitat : sur *Polyporus et Dædalea* (fig. 1).

Mortierella crystallina (C. O. Harz).

En janvier 1871, le Dr C. O. Harz découvre sur des feuilles de *Trametes suaveolens*, sur des feuilles de chêne et de hêtre habitées par plusieurs Mucorées, un champignon qu'il désigne sous le nom de *Mortierella crystallina* (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, t. XLIV, 1871).

Fig. 2. — *Mortierella crystallina*, gr. 230. Reproduit d'après le Dr C. O. Harz (Einige neue Hyphomyceten, Bulletin de la Soc. des Natur. de Moscou, 2e série, 1871).

« Le mycélium manque ; les hyphes poussent droits, renflés à la base, resserrés à la moitié de la hauteur jusqu'à la pointe, ramifiés. A la pointe de l'hyphe muni de 4 à 7 branches latérales, se trouve un « péridiole » avec 15 à 100 conidies ou plus. Ces « péridioles » arrondis, blancs incolores, ou munis de gros noyaux, ont une épaisse membrane externe. Tous sont arrondis et de taille assez semblable. Le développement des sphères conidiennes est centrifuge, mais celles qui sont à la pointe des hyphes se développent plus tôt que celles qui poussent plus en bas et latéralement. Le « péridiole » lui-même est très passager »...

Les hyphes fertiles sont transparents comme du verre et le champignon vit en parasite sur le mycélium de différentes Mucorées qui se dessèchent peu à peu (fig. 2).

Mortierella echinulata (C. O. Harz).

A côté de cette espèce, Harz décrit le *Mortierella echinulata* qu'il a découvert vivant en parasite sur le mycélium de diffé-

rentes Mucorées, en particulier sur le *Mucor stercoreus*, qui, envahi par ce champignon, meurt lentement.

Par l'aspect, la taille et les ramifications des hyphes, il est très semblable au précédent. Les hyphes sont remplis de protoplasma semblable à une émulsion presque incolore, à peine teinté de gris. Les hyphes sont quelquefois ramifiés en fourches, à la base. Les sphères conidiennes ont à peu près la même grosseur, mais ne renferment que 4, 6 ou 7 conidies; mais par suite de leur petit nombre, elles sont beaucoup plus grosses que chez *M. crystallina*, arrondies ou presque, avec une membrane externe épaisse, présentant en dehors de fines aiguilles (fig. 3).

Fig. 3. — *Mortierella echinulata*, gr. 230. D'après le Dr C. O. Harz (Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou, 2e série, 1871).

Comme on le voit par les descriptions qui précèdent, les auteurs qui ont décrit les espèces *M. polycephala*, *crystallina*, *echinulata*, n'en ont pas suivi le développement ni fait une étude bien approfondie; ils ont ignoré ou ils n'ont pas su voir le mycélium et encore moins les différents organes fructifères; et si l'on se reporte à la description que donne Harz, on est fortement tenté de rapprocher du *M. polycephala* de Coëmans, les deux espèces dont il donne des dessins. Il est vrai que Harz lui-même a soin d'ajouter que *M. crystallina* diffère de *M. polycephala* par les conidies toutes égales, mais ce n'est pas là un caractère spécifique, d'après Coëmans lui-même. Il nous semble donc rationnel sinon d'identifier *M. crystallina* et *M. polycephala*, tout au moins de les considérer comme deux formes très voisines.

M. echinulata resterait donc comme seule nouvelle espèce de *Mortierella* caractérisée par ses spores finement échinulées de 12 à 15 μ de diamètre, arrondies ou ovales.

A l'époque où Harz signalait ces deux espèces nouvelles de *Mortierella*, MM. Van Tieghem et Le Monnier n'avaient pas encore publié leurs mémoires sur les Mucorinées et la plupart des mycologues ignoraient, ou, en tous cas, ne pratiquaient guère la méthode des cultures pures ainsi que celle des cultures en

cellule qui permet de suivre le développement d'un champignon pendant toute son existence. Ces deux savants ont pu, d'après ces méthodes, étudier non seulement le *Mortierella polycephala*, mais encore dix espèces nouvelles : *M. reticulata*, *M. simplex*, *M. candelabrum* (*Ann. des Sc. nat.*, 1873) ; *M. tuberosa*, *M. pilulifera*, *M. strangulata*, *M. biramosa* (*Ann. des Sc. nat.*, 1875) ; *M. nigrescens*, *M. minutissima*, *M. fusispora* (*Ann. des Sc. nat.*, 1876). Depuis cette époque, d'autres auteurs ont décrit de nouvelles espèces.

Je donnerai rapidement ici la caractéristique de chacune d'elles en les accompagnant de figures reproduites d'après les mémoires de ces auteurs. La description est tirée des mémoires originaux.

Mortierella polycephala (Coëmans).

Mycélium continu, ramifié dichotomiquement; tubes sporangifères dressés, souvent réunis en faisceaux, fusiformes, hauts de 250 μ, atténués à l'extrémité, ramifiés; rameaux courts, simples, disposés en grappes, quelquefois en faux verticilles, se terminant par un sporange un peu plus petit. Les sporanges

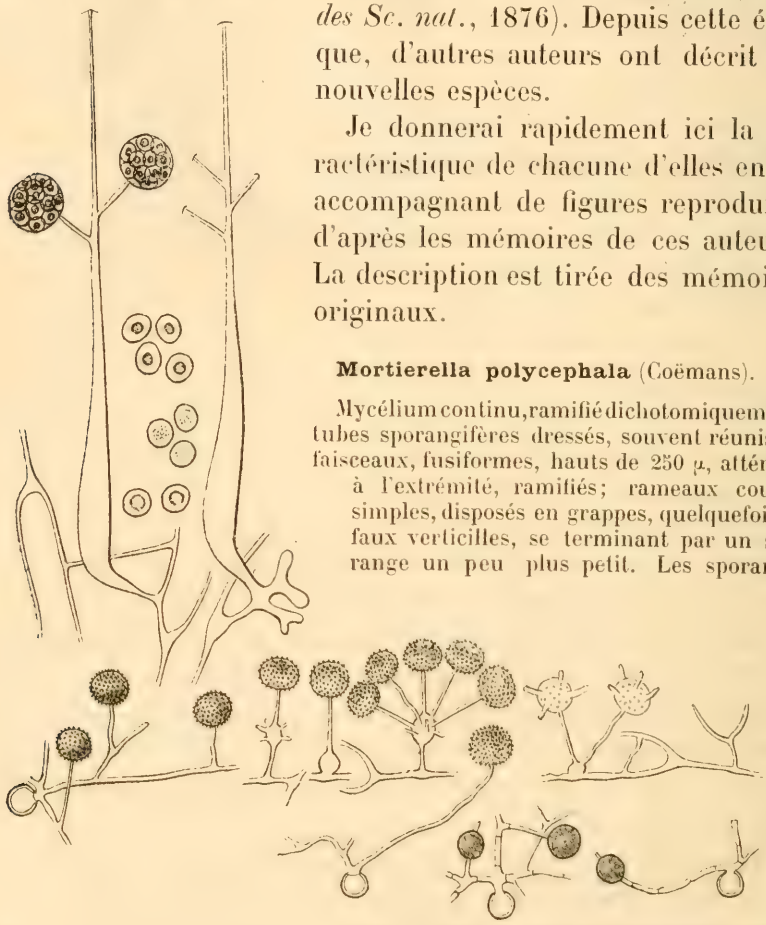


Fig. 4. — *Mortierella polycephala* (Coëm.). On voit les tubes sporangifères ramifiés avec quelques sporanges ; le mycélium ramifié en dichotomie et les sporangiospores, gr. 220. En bas les stylospores, gr. 320, avec leurs différents modes d'insertion et les chlamydospores mycéliennes, gr. 320. D'après Van Tieghem et Le Monnier (Ann. des Sc. nat., Bot., 1873).

contiennent de 4-20 spores; ovales ou arrondis, de 10 à 12 μ de diamètre, hyalines. La cloison de séparation est plane.

Les stylospores ou chlamydospores aériennes, finement échinulées, sont

incolores, de 20 μ de diamètre, insérées sur de petits rameaux, seules ou par groupes.

Les chlamydospores aquatiques ou kystes ont environ 10 μ (fig. 4).

Mortierella reticulata (Van Tieghem et Le Monnier).

Filaments fructifères de 150 μ environ, moins effilés que dans *M. polycephala*. Spores au nombre de 2 à 8, souvent 4 dans un sporange; elles ont une membrane externe épaissie en un élégant réseau; leur dimension varie de 16 à 24 μ. — Sur le sporange terminal, quelques rameaux grêles terminés par des sporanges semblables; ces rameaux sont très courts, et au lieu de se

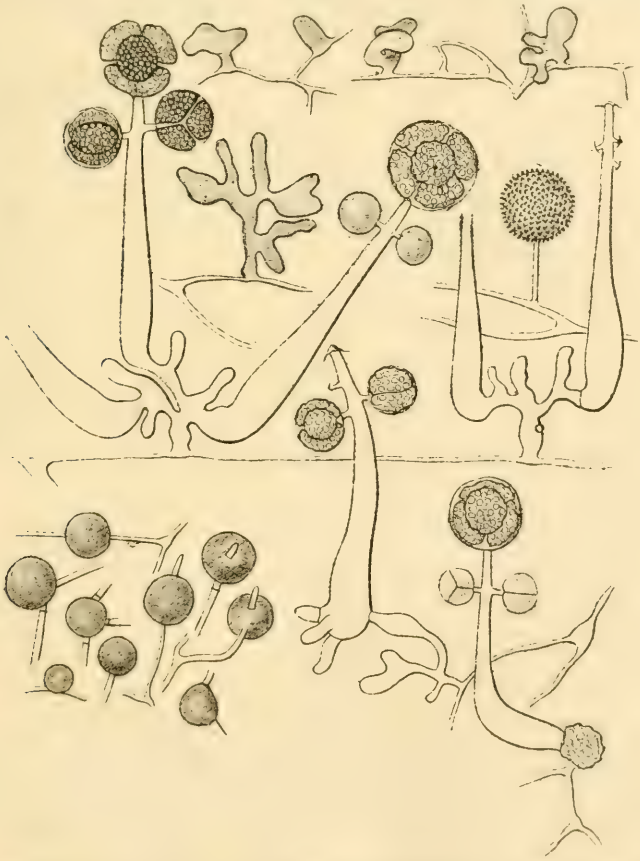


Fig. 5. — *Mortierella reticulata* (Van Tieghem et Le Monnier). Figures montrant les débuts des tubes sporangifères et ces derniers complètement formés, avec leurs sporanges, gr. 250; stylospores, gr. 400; chlamydospores, gr. 300. (D'après Van Tieghem et Le Monnier (Ann. des Sc. nat., Bot., 1873).

relever obliquement vers le haut, ils sont ou horizontaux ou rabattus vers le bas.

Les chlamydospores aériennes sont arrondies, fortement échinulées, portées à l'extrémité de tiges longues, non ramifiées; leur diamètre est de 25 μ.

Mortierella reticulata (var. nov. Matruchot).

Thalle de *Mortierella*. Appareil sporangifère atteignant 250 μ; parfois 350 μ de hauteur. Branches sporangifères latérales *nombreuses*, souvent *elles-mêmes ramifiées*. Chlamydospores aquatiques de 10-15 μ plus petites que dans l'espèce type. Le réseau exosporique des sporangiospores est plus délicat, à trame plus mince et à mailles plus nombreuses que dans l'espèce type précédente (fig. 6)

Mortierella simplex (Van Tieghem et Le Monnier).

Dans cette espèce, les tubes sporangifères, sont dressés, simples ; ils peuvent atteindre une hauteur de 0mm,7 à 1 millimètre ; et sous le sporange, ils conservent encore une assez grande largeur; larges de 60 à 70 μ à la base, ils ont

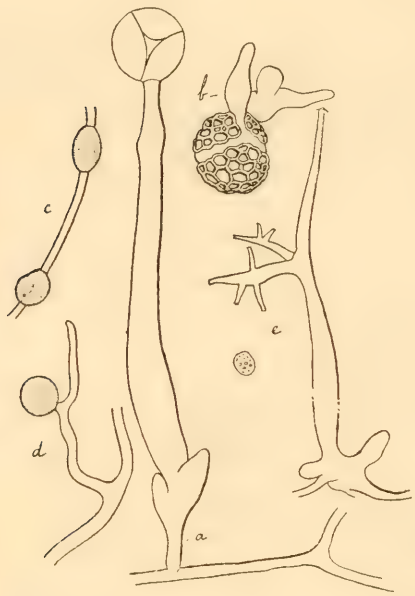


Fig. 6. — *Mortierella reticulata* (var. nov. Matruchot). — *a*, Mycélium aérien, montrant la ramification en diapason et portant un pied sporangifère; à la base, on voit l'amorce de deux sporanges latéraux, g. 945; *b*, Spore gonflée commençant à germer, gr. 840; *c* et *d*, Mycélium immergé avec spores aquatiques, gr. 480 : *e*, Pied sporangifère ramifié au second degré, spore détachée, gr. 160. (Matruchot. Miscellanées biologiques dédiées au prof. Giard, Paris, 1900.)

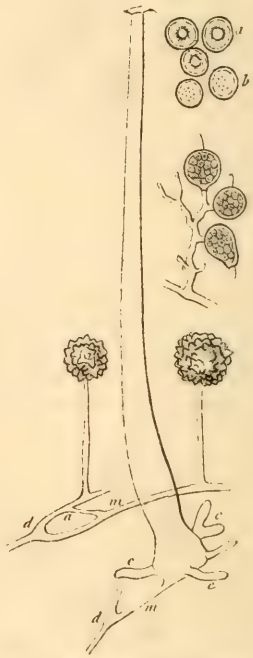


Fig. 7. — *Mortierella simplex* (Van Tieghem). Tube sporangifère, gr. 120; Spores, gr. 320; Stylospores, gr. 400; Chlamydospores, gr. 400 (D'après Van Tieghem et Le Monier, Ann. Sc. nat., Bot., 1873).

encore, près du sporange terminal, un diamètre d'environ 10 à 12 μ. Le gros sporange terminal renferme un grand nombre de spores à membrane lisse et hyaline, à protoplasma granuleux, pourvu souvent d'un gros noyau très réfringent, ordinairement sphériques ou ovales, et ayant 10 μ de diamètre ; leur forme et leurs dimensions peuvent être très irrégulières dans un même

sporange. Après la déhiscence, la membrane du sporange laisse souvent une petite cupule adhérente autour du bouton qui termine le tube.

Les stylospores sont pédicellées, à membrane épaisse échinulée, d'environ 16 μ de diamètre. Les chlamydospores aquatiques, plus ou moins arrondies, transparentes, remplies d'un protoplasma granuleux, qui parfois se divise en masses polyédriques, ont un diamètre d'environ 10 à 12 μ.

Habitat : *Sur du terreau humide* (fig. 7).

Mortierella candelabrum (Van Tieghem et Le Monnier).

Mycélium de *Mortierella* ; pieds sporangifères dressés, renflés à la base, d'abord simples, puis ramifiés ; les rameaux sont de même renflés à la base, d'abord disposés horizontalement, puis dressés eux-mêmes, et rétrécis vers l'extrémité. Le sporange terminal renferme beaucoup de petites spores

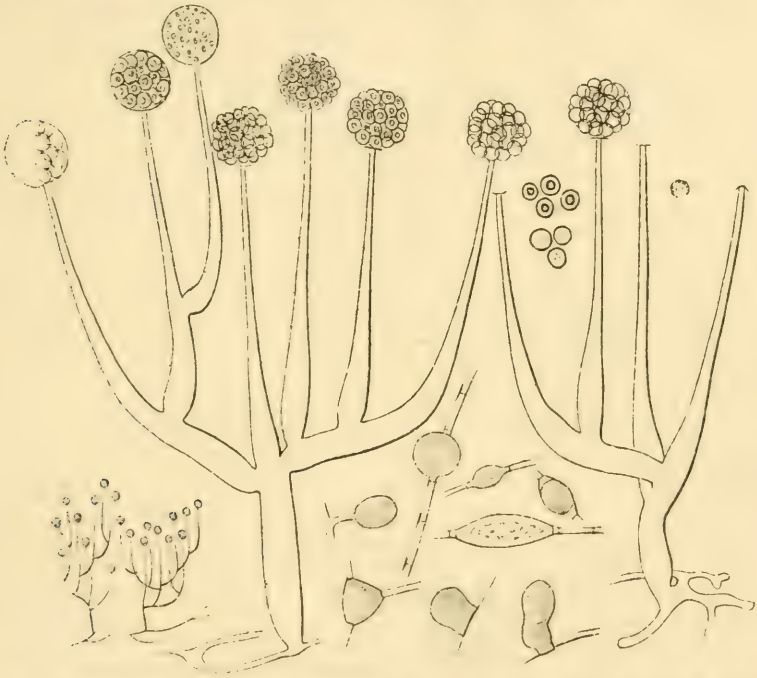


Fig. 8. — *Mortierella Candelabrum* (V. Tieghem et Le Monnier). Port général de la plante : Tubes sporangifères et sporanges, gr. 120 ; Sporangiospores, gr. 320 ; Chlamydospores mycéliennes, gr. 250. (Van Tieghem et Le Monnier, Ann. des Sc. nat., Bot., 1873.)

arrondies, à paroi mince et lisse, fréquemment pourvues d'un noyau, atteignant de 6 à 4 μ de diamètre, mais pouvant aller jusqu'à 8 et 10 μ. L'ensemble constitue une sorte de candélabre à pied court, comportant une dizaine de branches courtes dépourvues des rameaux grêles des autres espèces, pouvant atteindre 2 millimètres de hauteur.

Habitat : *Trouvé à la périphérie d'un disque de plâtre contenant de la levure et aussi sur des excréments* (fig. 8).

Bainier (*Ann. des Sc. natur., Bot.*, série XV, 1883) a décrit une

espèce, qui est probablement la même, mais où les spores sont

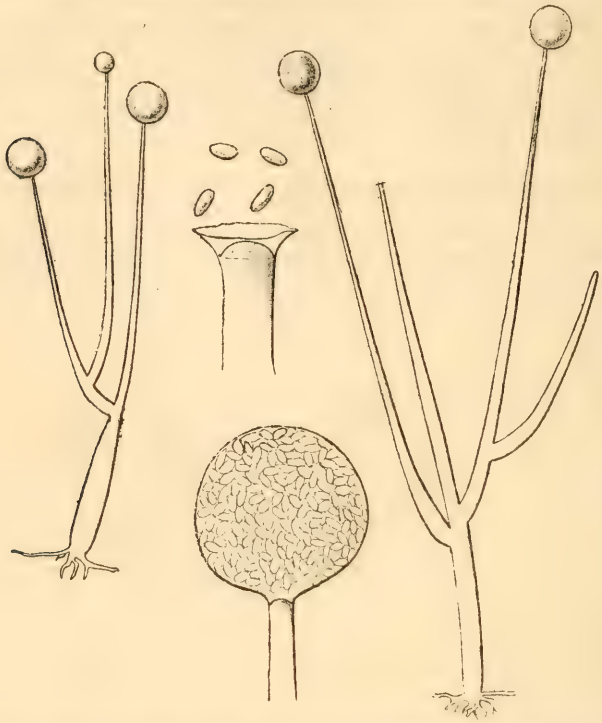


Fig. 9. — *Mortierella candelabrum*. Tubes sporangifères, sporange et sporangiospores (D'après Bainier. Ann. des Sc. nat., Bot., 1883).

petites, ovales, rarement rondes, et mesurent de 6 μ, 3 à 2 μ, 1. Il l'a trouvée sur des mouches mortes dans une culture de *Saprolegnia ferax*, puis sur des Agarics où elle paraît très commune (fig. 9).

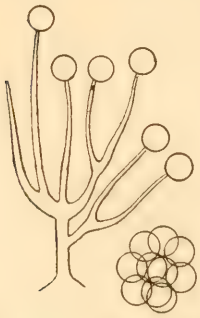


Fig. 10. — *Mortierella candelabrum* (var. *minor*. Grove.) Tubes sporangifères et spores (D'après Grove, Journal of botany, 1885).

W. B. Grove B. A. (*Journal of Botany*, 1885), après avoir cité les mémoires des auteurs précédents, décrit ainsi *Mortierella candelabrum*, variété *minor* Grove :

Hyphes fertiles ramifiés depuis le commencement de la base avec de longues branches montantes subulées à la façon d'un candélabre. Spores parfaitement rondes, lisses, hyalines, 10 à 12 μ de diamètre. Hauteur de 1,3 à 1,5 millimètres.

Habitat : *Bois pourri*, Sulton (W. K.) ; septembre 1885 (fig. 10).

Mortierella diffluens, Sorokine 1874 (Arb. d. naturf. Ges. Kasan).

Sporanges portant de 15 à 18 spores à membrane très diffluente, spores de 9 à 10 μ, à parois épaisses (épispore), hyalines.

C'est toute la description qu'en donne Saccardo dans *Sylloge Fungorum*, vol. VII [1re partie (1)].

Mortierella tuberosa (Van Tieghem et Le Monnier).

Le tube sporangifère de cette espèce peut atteindre jusqu'à 3 centimètres de hauteur ; à la base, il est d'abord très grêle, puis brusquement renflé ; il s'échappe d'un amas de sphères pleines d'un protoplasma très sombre et qui se vident de dehors en dedans au fur et à mesure qu'il s'allonge. Plus grosses et plus rapprochées que dans *M. pilulifera*, ces sphères sont de véritables tubercules blancs, visibles à l'œil nu, et serrés côte à côte comme de petits œufs. — Le tube fructifère est d'abord rétréci, puis légèrement dilaté à partir de la base jusqu'au sommet.

La cloison basilaire du sporange est assez large, un peu convexe et surmontée d'un bouton brillant.

Les spores développées à l'intérieur du sporange, en même temps qu'une abondante matière mucilagineuse hyaline qui en occupe les interstices, sont un peu inégales et irrégulières de forme, en général allongées, ovoïdes de 11 à 16 μ de longueur sur 6 à 8 μ de largeur.

La membrane du sporange se rabat, à la maturité ; elle n'est pas complètement diffluente.

Les chlamydospores aériennes, légèrement pédicellées, ont une membrane épaisse, recouverte de courtes aspérités ; elles mesurent de 20 à 25 μ de diamètre.

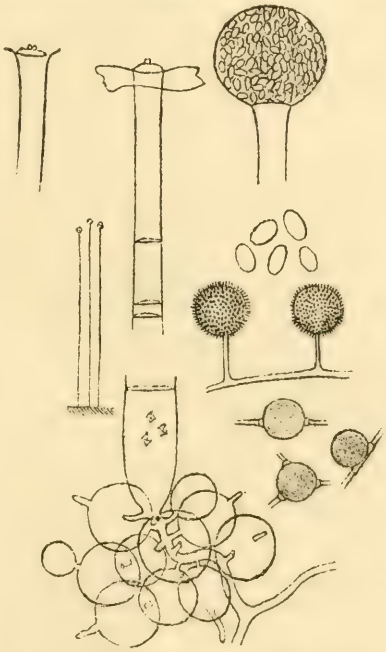


Fig. 11. — *Mortierella tuberosa*. Base et extrémités du tube sporangifère ; Sporanges ; Sporangiospores, gr. 330 ; Stylospores, gr. 330 ; Chlamydospores, gr. 330.

Les chlamydospores mycéliennes ont été obtenues en culture cellulaire.

Habitat : *Excréments de rat* (fig. 11).

(1) J'ai cherché le travail original dans toutes les bibliothèques de Paris, mais en vain. J'ai écrit à l'université de Kasan pour avoir une copie du mémoire cité, mais en vain ; et c'est en vain que je me suis adressé à M. Sorokine lui-même. Je n'ai pas eu de réponse dans ces deux derniers cas.

Mortierella pilulifera (Van Tieghem).

Le tube sporangifère est simple, mais au lieu d'être brusquement étranglé sous le sporange, il est progressivement évasé ; la cloison est assez large, un peu convexe vers le haut et souvent épaissie au centre en un bouton brillant. Hauteur : 5 millimètres.

Le sporange est assez petit, clair ; sa membrane se résorbe totalement à la maturité en ne laissant autour de la cloison qu'une petite collerette rabattue. Les spores sont ovales et ont de 7 à 9 μ de longueur sur 4 à 5 μ de largeur.

La branche rameuse, insérée sur le filament dichotome rampant, renfle ses

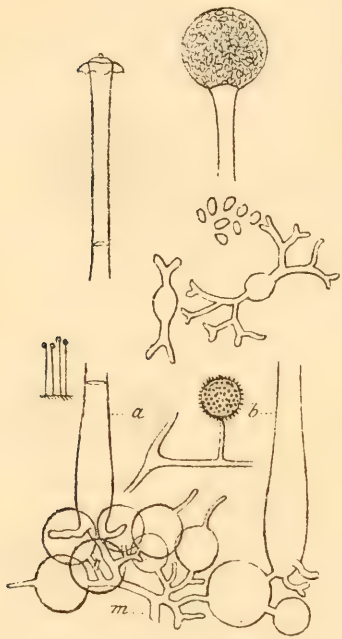


Fig. 12. — *Mortierella pilulifera* (Van Tieghem). Sporange, extrémité et base du tube sporangifère, gr. 90 ; Sporangiospores et début de germination, gr. 330 ; Stylospore, gr. 330. (D'après Van Tieghem, Ann. Sc. nat. Bot., 1875.)

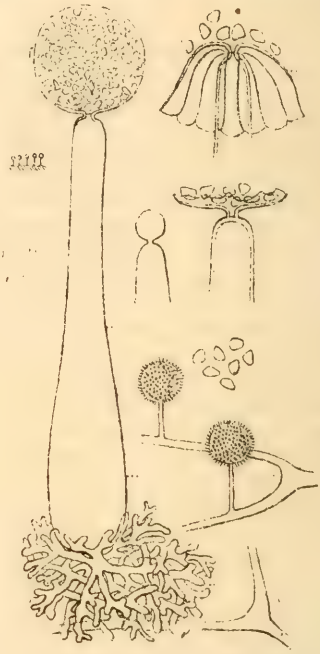


Fig. 13. — *Mortierella strangulata* (Van Tieghem). Tubes sporangifères avec les filaments ramifiés de la base ; sporange, gr. 90 ; deux collerettes de sporanges mûrs, gr. 90 ; Début de sporange, gr. 90 ; Sporangiospores, gr. 330 ; Stylospores, gr. 330. (D'après Van Tieghem, Ann. Sc. nat. Bot., 1875.)

rameaux en grosses sphères, soit à leur sommet, soit en un point quelconque de leur parcours. Toutes ces « pilules » remplies d'un protoplasma très sombre, et plus ou moins rapprochées, sont réunies entre elles par les branches et les portions de branches demeurées grêles. Un peu plus tard, un de ces rameaux grêles, qui peut terminer une de ces grosses sphères ou partir d'une des branches qui les relie, se dresse verticalement en se renflant beaucoup et forme le tube fructifère. Les stylospores sont arrondies, échinulées, portées à l'extrémité de rameaux simples ; elles ont un diamètre d'environ 15 μ.

Les chlamydospores aquatiques n'ont pas été décrites.

Habitat : *Excréments de lapin* (fig. 12).

Mortierella strangulata (Van Tieghem).

Mycélium ramifié en dichotomie (diapason), anastomosé, à parois épaisses. Les tubes sporangifères se dressent perpendiculairement à un amas de gros tubes très ramifiés, rapprochés et disposés dans des plans différents. Ils sont légèrement amincis au sommet (25 μ) : leur hauteur varie de 0mm,8 à 1 millimètre ; le tube sporangifère est brusquement étranglé (8 μ) au-dessous du sporange. Le sporange est sphérique et présente un diamètre de 80 à 120 μ. La membrane du sporange n'est pas diffluente dans sa moitié inférieure qui persiste en forme de large cupule soutenant à la fois les spores et la matière mucilagineuse qui s'est formée en même temps qu'elles. — Dans l'eau cette cupule se rabat souvent en forme de manchettes plissées.

Les spores sont incolores, parfaitement homogènes, sans exospore distincte ; inégales et de forme irrégulière dans le même sporange, elles présentent souvent une forme triangulaire caractéristique ; quelquefois, elles sont quadrangulaires, ou ovales, ou fusiformes. Dimensions : 6-9 μ.

Sur le mycélium se dressent des stylospores échinulées, sphériques, de 18 à 20 μ de diamètre, hérissées de fines pointes très rapprochées.

Habitat : *Excréments de rat* (fig. 13).

Mortierella biramosa (Van Tieghem).

Dans cette espèce, le tube sporangifère, au lieu d'être ramifié en grappe régressive comme dans *M. polycephala*, ou, comme dans *M. candelabrum*, en cyme unipare hélicoïde, rappelant vaguement la forme d'un candélabre, pré-

Fig. 14. — *Mortierella biramosa* (Van Tieghem). Tubes sporangifères et sporanges, gr. 90 ; Sporangiospores, gr. 330 ; Stylospores, gr. 420. (D'après Van Tieghem, Ann. des Sc. nat. Bot., 1875.)

sente à la fois les deux modes de ramification du *M. polycephala* et du *M. candelabrum*. Il y a en même temps de grosses branches en cymes unipares et sur chacune d'elles, comme sur le rameau principal, de petits rameaux verticillés en grappes. C'est, comme le dit l'auteur, une cyme unipare hélicoïde de grappes verticillées régressives.

Le tube sporangifère principal, très renflé à la base, s'appuie sur un certain nombre de courtes branches en doigts de gant, formées d'abord, qui le nourrissent, puis lui servent de crampons. — Il s'effile progressivement vers le haut, avant de se terminer par un sporange sphérique ; il a une hauteur de $0^{mm},8$ à 1 millimètre. La membrane du sporange sphérique se résorbe complètement à la maturité, laissant en place les spores agglutinées. Pendant le développement de ce tube principal, il naît en un point situé non loin du sommet, un, deux ou trois verticilles de rameaux portant des sporanges de plus en plus petits et inclinés d'environ 45° sur le rameau principal.

Puis à mi-hauteur de ce tube, il naît une grosse branche d'abord horizontale, qui se redresse bientôt vers le haut et se termine en se rétrécissant par un verticille de rameaux semblables, quelquefois deux. A son tour, cette branche secondaire peut, à mi-longueur et du côté de la tige principale, donner de même une nouvelle branche sporangifère terminée par un seul verticille et ainsi de suite. Il peut y avoir 4 ou 5 branches insérées en cyme unipare hélicoïde, mais ce nombre peut être plus réduit.

Les spores inégales sont sphériques et leur diamètre, variant de 6 à 9 μ, va le plus souvent jusqu'à 75 μ.

Les stylospores sphériques ont de 9 à 10 μ de diamètre.

Habitat : *Excréments de rat* (fig. 14).

Mortierella nigrescens (Van Tieghem).

Mycélium puissant, aérien, d'un blanc laineux sur l'agaric. Tubes sporangifères dressés, ramifiés dichotomiquement en forme de diapason, sans cloisons comme dans toutes les autres espèces. Tubes mycéliens de 10 à 12 μ d'épaisseur. Rameaux principaux donnant des pinceaux de ramuscules grêles et allongés,

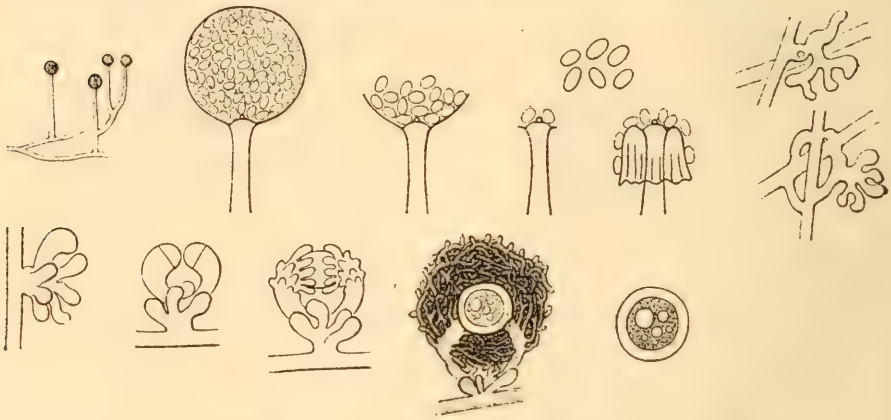


Fig. 15. — *Mortierella nigrescens.* Sporanges et extrémités du tube sporangifère avec collerette et spores, gr. 330. Différents états de la zygospore et œuf. (D'après Van Tieghem, Ann. des Sc. nat. Bot., 1876.)

pénétrant en suçoirs, dans le tissu nourricier. Le protoplasma des tubes mycéliens disparaît de bonne heure et, en même temps, la membrane se cuticularise, s'épaissit, se colore en jaune, puis en brun de plus en plus foncé et alors il y apparaît des cloisons à l'intérieur.

Tubes sporangifères de 1 millimètre à $1^{mm},5$ de hauteur ; renflés à la base, ils sont légèrement atténués vers le haut où se trouve une cloison légèrement

bombée qui les sépare du sporange terminal. Ramifications du tube sporangifère rappelant celles de *Mortierella candelabrum*.

Spores cylindriques, arrondies aux deux bouts, parfois uniformes de 3 à 4 μ de large sur 6 à 8 μ de long.

Les chlamydospores mycéliennes, les stylospores aériennes n'ont pas été rencontrées. Les sporanges sont rares.

Zygospores de $0^{mm},1$ à $0^{mm},125$ entourées d'une envelopppe de plusieurs branches ramifiées, vides de protoplasma, à membrane brune, cuticularisée et rigide.

Habitat : *Parasite sur Agarics, Bolets, Lycoperdon, Truffe* (fig. 15).

Mortierella fusispora (Van Tieghem).

Mycélium rampant et fugace, très étendu.

Stylospores isolées, parfaitement sphériques, à membrane épaisse, munies de tubercules relativement gros, de 12 μ de diamètre, environ.

Tubes sporangifères toujours simples ne dépassant pas $0^{mm},5$ de hauteur. Sporange relativement gros, renfermant des spores caractéristiques, ovales, très allongées, de 5 à 6 μ de large sur 22 à 24 μ de long.

Habitat : *Excréments de lapin* (fig. 16).

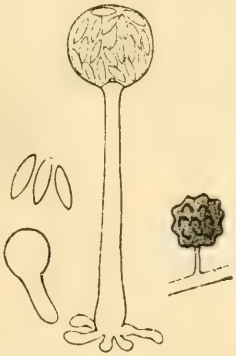


Fig. 16. — *Mortierella fusispora*. Tube sporangifère, sporange, spores et stylospore. (D'après Van Tieghem, Ann. Sc. nat., 1876.)

Mortierella minutissima (Van Tieghem).

Les tubes sporangifères ne dépassent pas $0^{mm},1$ de hauteur; ils sont très grêles; ils naissent directement sans appendices en cæcum.

Le sporange ne contient qu'un petit nombre de spores sphériques ou irrégulières à membrane lisse de 8 à 10 μ de diamètre.

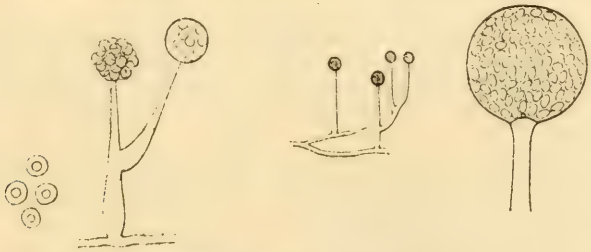


Fig. 17. — *Mortierella minutissima*. (Van Tieghem, Ann. sc. nat., 1876.)

Tube sporangifère ramifié comme dans *M. candelabrum*. Stylospores non observées.

Habitat : *Sur un Dædalea* (fig. 17).

Mortierella Rostafinskii (O. Brefeld).

Filaments mycéliens étroits, grêles à contenu fin, granuleux et brillant, non cloisonné, ressemblant à celui de *Chætocladium*.

Appareil fructifère s'élevant d'un épais faisceau de filaments d'où s'échappe le tube sporangifère d'abord étranglé à la base, puis renflé et diminuant graduel-

lement de largeur jusqu'au sporange. Les rhizoïdes sont si nombreux qu'ils forment presque un véritable tissu s'élevant jusqu'à mi-hauteur du tube sporangifère. Ce dernier présente au point où s'attache le sporange, un étranglement dont le diamètre est près de la moitié de celui du tube au même endroit. L'épaisseur de la membrane du sporange est légèrement accentuée à la base et non diffluente en cet endroit où elle se rabat en collerette.

Spores de forme irrégulière, ovales, d'aspect réfringent, dont le diamètre est en longueur 6 μ et en largeur 5 μ. Elles sont très nombreuses.

Les stylospores n'ont pas été observées.

Les kystes ont été décrits.

Les zygospores ont été observées et décrites. Elles ont de 0mm,1 à 0mm,2 de

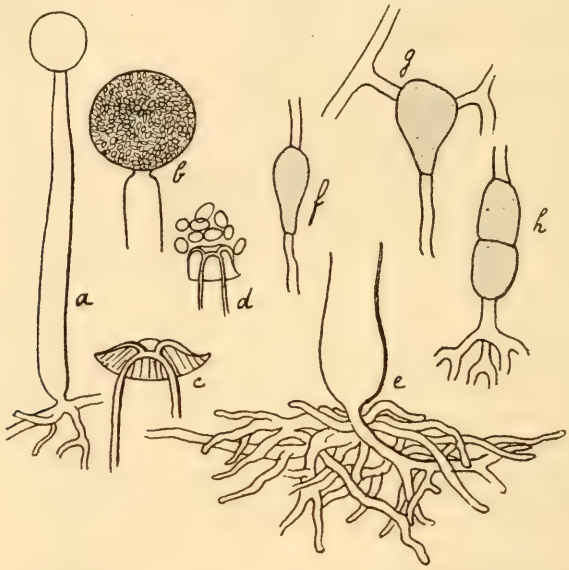


Fig. 18. — *Mortierella Rostafinskii* (O. Brefeld). — *a*, Tube sporangifère, gr. 100; *b*, Sporange, gr. 100; *c*, *d*, Extrémités du sporange mûr avec collerette rabattue. gr. 305; *e*, Base du tube sporangifère avec rhizoïdes, gr. 100; *f*, *g*, *h*, Chlamydospores ou kystes, gr. 300. (D'après O. Brefeld. Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, IV Heft, 1881.)

diamètre environ, la membrane est lisse; elles contiennent beaucoup de globules graisseux. Lorsque la zygospore est entourée de sa capsule (carpospore) elle peut atteindre 1 millimètre et plus.

Habitat : *Fumier de cheval* (fig. 18).

Mortierella arachnoides et **M. ficariæ** (Therry et Thierry).

Ces deux champignons ont été découverts sous forme de filaments mycéliens qui envahissaient les bâches à bouture des jardiniers fleuristes de la région lyonnaise et compromettaient singulièrement cette opération essentielle de l'industrie horticole. Les auteurs en ont découvert les fructifications et ont cru pouvoir ajouter avec certitude deux espèces nouvelles au genre *Mortierella*.

Voici comment ils donnent la diagnose de ces nouvelles espèces.

Mortierella arachnoides Th. et Th. (Araignée des serres).

Mycélium : filaments régulièrement cylindriques, aériens, rampants, aranéeux, blanc brillant dans la jeunesse, brun terne ou orangé (Sienne brûlée) dans la vieillesse, irrégulièrement rameux (dichotomie non en diapason) septés, anastomosés, persistants, robustes, à végétation indéfinie, entremêlés, non feutrés. — Chlamydospores et stylospores inconnues ; *tubes sporangifères cylindriques monosporangiens* ? Quoique ayant suivi pendant toute une année la végétation de cette plante, nous ne pouvons caractériser avec certitude que son système végétatif, nos recherches ne nous ayant fourni qu'un seul sporange sur un tube brisé, ce qui n'est pas suffisant ; car ce sporange pouvait tout aussi bien appartenir à une tout autre espèce qu'à celle-ci.

Habite dans les serres chaudes ; sur toute espèce de boutures. Végète aussi bien sur la terre et sur le sable mouillé.

Mortierella ficariæ Th. et Th.

Mycélium aérien rampant, aranéeux, laineux, blanc terne, blanc ou blanc argenté, à végétation indéfinie, filaments entremêlés, non feutrés, irrégulière-

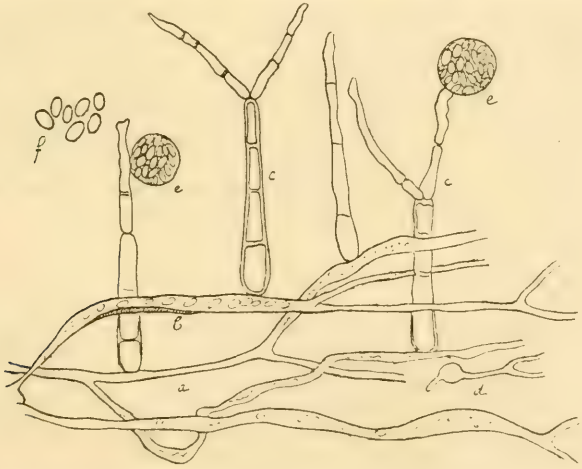


Fig. 19. — *Mortierella ficariæ* (Therry et Thierry). — *a*, Filaments mycéliens, cylindriques bosselés, ramifiés (dichotomie en diapason) ; *b*, Filament enflé, chlamydosporien et accumulation de mucus ; *c*, Tubes sporangifères simples et bifurqués ; *d*, Chlamydospore mycélienne germant ; *e*, Deux sporanges ; *f*, Spores, gr. 660. (D'après Therry et Thierry, Revue mycologique, 1882.)

ment rameux, *dichotomes en diapason*, septés et anastomosés, ondulés, tortueux, bosselés ou cylindriques, en ce cas, minces, puis dilatés pour se rétrécir à nouveau : différence due à l'abondance ou accumulation du protoplasma, ou à des chlamydospores mycéliennes. Chlamydospores aériennes et stylospores inconnues. Tubes sporangifères dressés, insérés sur les filaments mycéliens en *faux parasitisme*, simples ou divisés en deux branches généralement assises sur la quatrième cellule, régulièrement amincis de la base au sommet, de 3 à 7 fois septés. Cellule primaire plus courte, comme enflée, à paroi

plus robuste et surtout plus colorée. La cellule terminale porte de deux à cinq bourgeons ou *bosses*, irrégulièrement espacés et disposés, portant autant de sporanges. Sporanges sphériques, à membrane très diffluente et fugace, contenant un grand nombre de spores *ovales elliptiques*; nichées dans un mucus de la nuance des filaments ; spores légèrement lavées de jaune sur blanc bleuâtre.

Habite sur les feuilles vivantes du *Ficaria ranunculoides* [Lyon, parc de la Tête d'Or (fig. 19)]. Therry et Thierry [41].

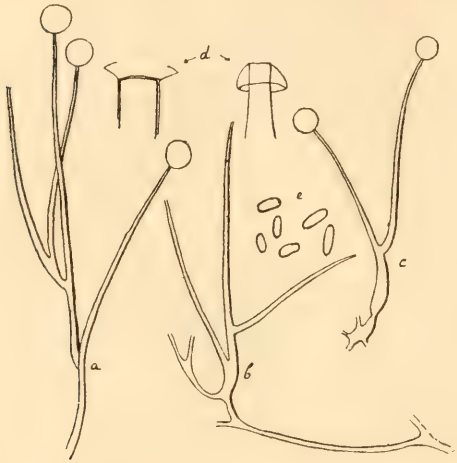


Fig. 20. — *Mortierella Bainieri* (Costantin). — *a*, *b*, *c*, Port général de la plante. Tubes sporangifères de 2 à 3 millimètres de hauteur; sporanges; *d*, Extrémités de sporanges avec collerette rabattue ; *e*, Spores de 6-9 μ sur 4-5 μ. (D'après Costantin, Bull. Soc. mycol. de France, 1888.)

Mortierella Bainieri
(Costantin).

Tubes sporangifères ramifiés ; rameaux plus longs que le pied principal, quelquefois égaux; hauteur 2 à 3 millimètres; renflés vers la base, atténués au sommet.

Spores irrégulières ovales, de 6 à 9 μ de longueur sur 4 à 5 μ de large.

Chlamydospores et stylospores non étudiées.

Diffère de *Mortierella candelabrum* par ses spores qui sont rondes avec une partie nucléoïde au milieu.

Habitat : Sur *Tremellodon gelatinosum* (fig. 20). Costantin [43].

Mortierella Bainieri Cost., var. nov. *Jenkini* (A. L. Smith).

Sporangiophores ayant 1 millimètre de haut, ramifiés en sympode, effilés de 10 μ de large vers la base, à 5 μ en bas du sporange, non resserré et sans collier basal. Sporanges sphériques d'environ 25 μ de diamètre ; spores nombreuses, extrêmement petites, elliptiques, incolores, de 2 à 3 μ.

Habitat : *Terre humide* (fig. 21). A. L. Smith [44].

Fig. 21. — *Mortierella Bainieri* (Cost., var. nov. *Jenkini*. (D'après A.-L. Smith, Journal of botany, vol. XXVI.)

Mortierella capitata (E. Marchal).

Mycélium rampant, irrégulièrement ramifié, flexueux, blanc dès le début; hyphes fructifères munis à la base d'appendices mycéliens épais, dressés, parfois courbés à la base, continus, 350-500 μ de long, ne dépassant pas dans la partie médiane 18 à 23 μ d'épaisseur, simples (très rarement 1-2 rameaux courts, non renflés à la base), cylindriques, renflés sensiblement à la base, terminés au sommet par une partie ovoïde de 13-18 μ de diamètre, avec ramifications simples (plus rarement bifurqués irrégulièrement), cylindriques, grêles, droits ou légèrement incurvés à la base, portant à leur sommet des sporanges

de 8-14 et de 2,5-4 μ. Sporanges nombreux, oligospores, hyalins, pédicellés, réunis en un grand capitule, de 57-92 μ de diamètre ; spores toujours arrondies, petites, à peine réunies par une substance gélatineuse, présentant un gros noyau, de 8,5 à 10 μ de diamètre, hyalines (*sans figures dans le texte original*).

Habitat : *Parasite sur le stroma filamenteux de* Xylaria Tulasnei, *et trouvé sur le fumier de lièvre*. E. Marchal [48].

Mortierella apiculata (E. Marchal).

Mycélium grêle, continu, blanc, ramifié en dichotomie ; hyphes sporangifères non rassemblés, continus, dressés, blanc jaunâtre, se colorant en violet par l'iode, renflés à la base, très souvent incurvés, légèrement amincis au sommet, rameaux de 500-600 μ et de 15-18 μ. Rameaux ascendants ou étalés, terminés par un sporange globuleux de 40-50 μ de diamètre. Spores elliptiques, réunies par une substance gélatineuse, courbées asymétriquement, de part et d'autre, pourvues d'apicules courts et hyalins (apicules linéaires caducs), finement granuleuses à l'intérieur, hyalines, de 12-15 μ ; 5-5 et 6-6,5 μ (*sans figures dans le texte original*).

Habitat : *Sur des excréments d'oie*. E. Marchal [48].

Mortierella repens (A. L. Smith).

Mycélium rampant, étendu largement, sporangiophores s'élevant du mycélium, sans branches, délicats, légèrement effilés, très variables en longueur ; sporanges globuleux, variables de dimensions, d'environ 20 μ de diamètre, sans collier basal. Spores

Fig. 22. — *Mortierella repens*. (D'après A. L. Smith, Journal of Botany, vol. XXXVI, 1897.)

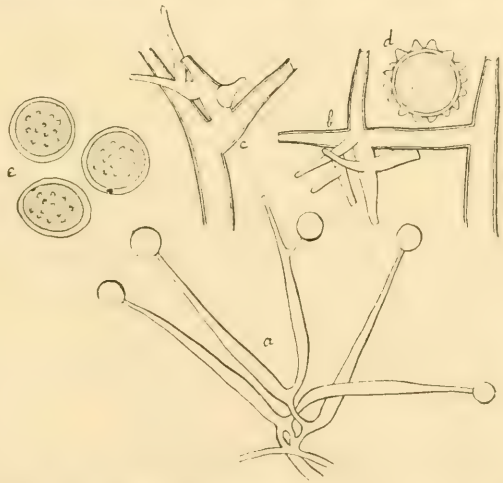


Fig. 23. — *Mortierella Van Tieghemi*. — *a*, Groupe de tubes sporangifères, gr. 100 ; *b*, *c*, Extrémités ramifiées de tubes sporangifères, gr. 660 ; *d*, Stylospore, gr. 660 ; *e*, sporangiospores, gr. 660, (D'après H. Bachmann, Jahrb. für wiss. Bot., 1900.)

peu nombreuses, cinq au plus, globuleuses, de 11 μ de diamètre.

Habitat : *Terre humide*. Newport. Monmouth, janvier 1897 (fig. 22).

Mortierella Van Tieghemi (Hans Bachmann).

Les tubes sporangifères en touffe naissent de 2 à 30 sur une branche aérienne du mycélium aérien. Ils ont de 250 à 400 μ de hauteur ; renflés à la base, (environ 17 μ), ils se rétrécissent peu à peu de façon à présenter à l'extrémité

un diamètre de 3,5 μ. Lorsqu'ils sont vieux, ils ont un grand nombre de cloisons transversales.

Vers le haut, des ramifications latérales, au nombre de 2 à 15, ayant une longueur maxima de 68 μ. Chaque branche peut en porter d'autres. Ramifications droites et sympodiales.

Les sporanges ont de 32 à 70 μ de diamètre, une membrane légèrement diffluente. La cloison de séparation est tantôt plane, tantôt légèrement voûtée. Ils renferment jusqu'à 50 spores, rondes, ovales ou irrégulières, de 6 à 20 μ de diamètre, incolores, lisses.

Rarement des kystes sur les filaments.

Stylospores arrondies, échinulées de 20 à 25 μ de diamètre.

Habitat : *Fumier de cheval* (fig. 23).

Mortierella humicola (Oudemans).

Mycélium formant gazon orbiculaire, non lamelleux, toujours blanc. Filaments rampants, ramifiés dichotomiquement, hyalins, continus, renflés çà et là, à protoplasma peu granuleux.

Tubes sporangifères dressés, parfaitement cylindriques, ni renflés à la base.

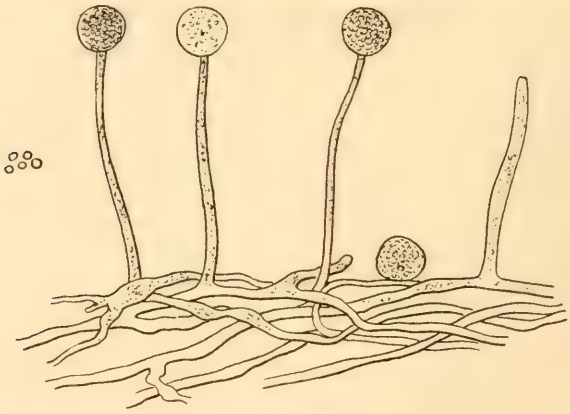


Fig. 24. — *Mortierella humicola.* — Sporanges, gr. 250 ; Spores, gr. 300. (D'après Oudemans et Koning, Arch. néerlandaises des Sc. exactes et naturelles, 2e série, 7, 1902.)

ni atténués à la partie terminale, à protoplasma rempli de grosses vacuoles, de 110 à 150 μ de hauteur, terminés par un sporange unique.

Sporanges globuleux de 20 μ de diamètre environ, à membrane hyaline très mince. Spores arrondies, très transparentes, de 3 μ de diamètre, hyalines ; absence de tout vestige de noyau ou de gouttelettes.

Les chlamydospores et les stylospores ne sont pas signalées par l'auteur qui se borne à cette brève description, comme du reste pour les trois espèces nouvelles signalées par lui.

Habitat : *Produit d'une culture sur gélatine préparée, de terre humeuse pulvérisée, originaire du bois dit « Spanderswood » près de Bussum* (fig. 24).

Mortierella isabellina (Oud.).

Gazon mycélien zoné, d'abord blanc, mais bientôt gris dilué et enfin isabelle (d'où son nom), et plus dur au toucher.

Hyphes rampants, ramifiés dichotomiquement, continus, à protoplasma égal ;

cylindres dressés, à peine plus réduits en haut, continus, de 120 à 200 μ de hauteur, hyalins, aboutissant à un sporange unique.

Sporanges arrondis de 12 à 25 μ de diamètre, transparents, à membrane hyaline. Spores arrondies, très réfringentes; séparément peu hyalines, présentant des leucytes colorés, 2 à 5 μ de diamètre. Chlamydospores sphériques ou

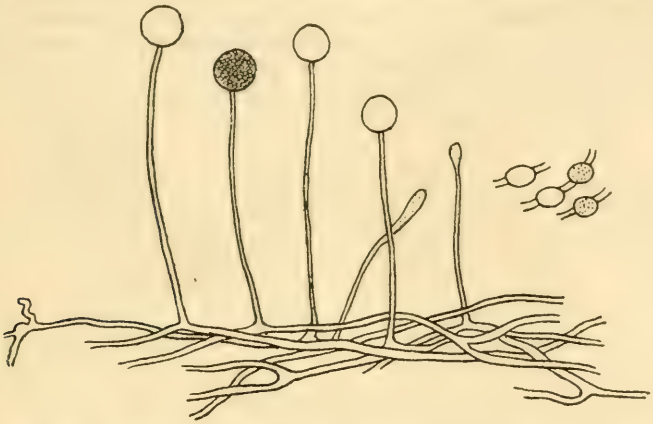


Fig. 25. — *Mortierella isabellina* (Oudemans et Koning, *loc. cit.*).

elliptiques, enfoncées dans la gélatine, transparentes, hyalines, à membrane très mince.

L'auteur différencie cette espèce du *M. simplex* par la couleur du mycélium et la dimension plus faible des spores (2 à 5 μ contre 10 μ) et les spores sans noyau.

Habitat : *Même origine que M. humicola* (fig. 25).

M. pusilla (Oud.).

Filaments arrondis, constamment blancs, laineux, se superposant très peu, en forme de lames, étalés ou agglomérés.

Hyphes rampants, hyalins (de 2,5 à 10 μ d'épaisseur), ramifiés dichotomiquement, remplis d'un protoplasma dense finement granuleux; filaments dressés de 4-6 μ d'épaisseur; un peu plus épais à la base, puis rétrécis dans la partie terminale; 130-170 μ de hauteur, terminés par un seul sporange. Sporanges arrondis, très transparents, de 24 à 28 μ de diamètre, à membrane hyaline. Spores parfaitement sphériques, très transparentes, hyalines, 2 à 2,5 μ de diamètre; pas de trace de noyau ou de vésicule.

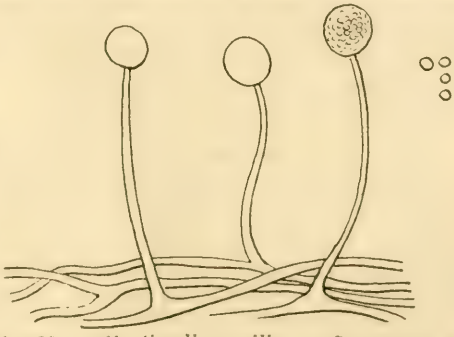


Fig. 26. — *Mortierella pusilla.* — Sporanges, gr. 250; Spores, gr. 500. (D'après Oudemans et Koning, *loc. cit.*).

Diffère du précédent par les filaments de nature lamelleuse et la couleur constamment blanche; les hyphes rampants à protoplasma dense et granuleux;

hyphes dressés atténués en haut, un peu renflés à la base ; spores hyalines. Diffère de *M. simplex* par les spores beaucoup plus petites (fig. 26).

Habitat : *Le même que le précédent.*

M. subtilissima (Oud.).

Filaments semblables à ceux de *M. pusilla*. Hyphes rampants, hyalins, continus, ramifiés; 3-5 μ d'épaisseur, à protoplasma homogène; filaments dressés, minces, continus, hyalins, 130-200 μ de hauteur; 2 1/3 à 3,5 μ d'épaisseur, simples, cylindriques, non renflés à la base, à peine atténués en haut, terminés

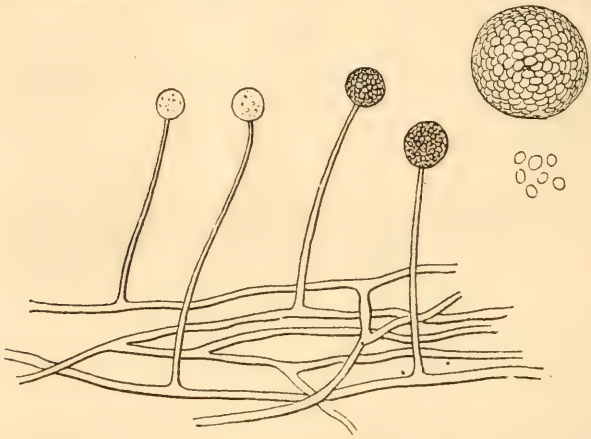


Fig. 27. — *Mortierella subtilissima.* — Tubes sporangifères, gr. 250; Sporanges, gr. 500; Spores, gr. 500. (D'après Oudemans et Koning, *loc. cit.*)

par un seul sporange. Sporanges arrondis, transparents, 20-26 μ de diamètre, à membrane hyaline. Spores transparentes, hyalines, arrondies (2 1/3 à 4 2/3 μ de diamètre) mélangées de spores ovales (4-5 et 5-6 μ).

Diffère de *M. pusilla* par le protoplasma homogène non granuleux des hyphes rampants ; les filaments dressés de 2 1/3 à 3 1/2 contre 5 μ ; presque également épais sur toute la longueur, sporanges plus petits (20-26 contre 24-28 μ), spores arrondies plus petites mélangées avec d'autres elliptiques plus grandes, presque toutes égales.

Habitat : *Le même que le précédent* (fig. 27).

Mortierella Van Tieghemi, var. *cannabis*.

Cette Mucorinée nouvelle m'a été fournie par M. Matruchot qui l'avait trouvée sur des graines de chanvre, en 1898.

Dans cette variété, non décrite jusqu'à présent, les tubes sporangifères sont un peu plus petits que dans l'espèce décrite en 1900 par Bachmann (200 à 250 μ) ; ils sont ramifiés vers la partie terminale comme dans l'espèce type et chaque ramification nouvelle est légèrement étranglée à la base, puis renflée et continuée par une partie cylindrique plus étroite ; les rameaux sont plus courts que dans le type précédent (20-25 μ) ; les spores arrondies ou légèrement ovales ont de 7 à 8 μ de diamètre; les stylospores fortement échinulées ont un diamètre plus petit (15 à 20 μ) et elles sont souvent réunies en grappes à l'extrémité d'un même filament.

Je la désigne sous le nom de *Mortierella Van Tieghemi* var. *cannabis*.

Habitat : *Graines de chanvre.*

Mortierella canina n. sp. (J. Dauphin).

Je donne ici la caractéristique d'une nouvelle espèce de *Mortierella*, rencontrée dans une culture mélangée à un *Mucor* ; elle présentait de nombreux sporanges ; cultivée sur tranches de pomme de terre, elle n'a donné que des chlamydospores échinulées.

Le mycélium est un mycélium de *Mortierella* à protoplasma hyalin, finement granuleux, ramifié en dichotomie : la ramification en diapason est typique. Les tubes sporangifères naissent par touffes au nombre de 4 ou 5,

Fig. 28. — *Mortierella Van Tieghemi* (var. *cannabis*, J. Dauphin). — *a*, *b*, *c*, Tubes sporangifères, gr. 360 ; *d*, Sporangiospores, gr. 360 ; *e*, Mycélium et stylospores, gr. 360 (1).

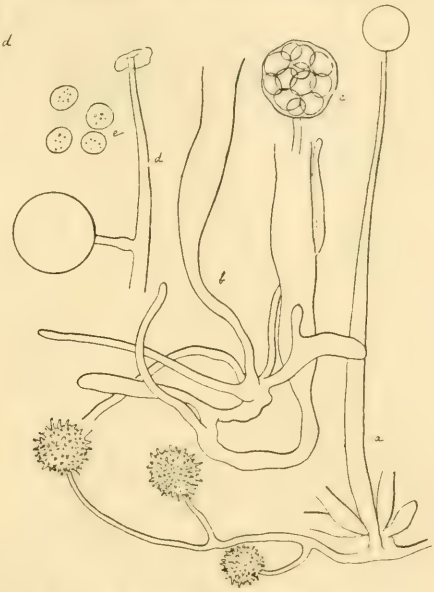


Fig. 29. — *Mortierella canina* (nov. sp., J. Dauphin). — *a*, Tube sporangifère dressé, sur le mycélium qui porte aussi des stylospores *fortement échinulées*; *b*, Mycelium avec plusieurs tubes sporangifères à divers états de développement; *c*, Sporange; *d*, Extrémité d'un tube sporangifère présentant par exception, une ramification ; *e*, Sporangiospores (toutes les figures, gr. 360, J. Dauphin).

quelquefois davantage, sur un filament mycélien ; ils sont un peu renflés à la base ; quelquefois, ils débutent par un stolon qui se dresse et qui est à peine plus large que le filament mycélien d'où il provient ; le renflement se produit alors un peu plus haut ; le tube sporangifère a une longueur d'environ 350 à 400 μ ; dans sa partie la plus large, il présente un diamètre de 14-16 μ ; il diminue ensuite insensiblement de diamètre jusqu'à l'extrémité qui porte le sporange, où il présente un diamètre de 1,5 à 2 μ au plus. Il se termine par un sporange à membrane hyaline, presque complètement diffluente, sauf

(1) Cette figure et toutes celles qui vont suivre ont été dessinées à la chambre claire.

à la base où elle est un peu plus épaissie et rabattue en petite collerette à la déhiscence. La membrane de séparation est plane ou légèrement bombée lorsque le sporange est mûr. Le sporange (de 30 μ environ), contient de 10 à 15 spores hyalines, sphériques, irrégulières, de 8 à 9 μ de diamètre.

Le tube sporangifère est généralement simple, rarement ramifié ; mais alors une petite branche naît vers l'extrémité de la branche principale et se termine, de la même façon par un sporange globuleux de même diamètre ou un peu plus petit que le sporange terminal ; la ramification, lorsqu'elle se produit, est légèrement étranglée à la base et en ce point la membrane du filament sporangifère paraît un peu épaisse. Le tube ne présente pas de rhizoïdes à sa base.

Les stylospores sont arrondies, mais légèrement aplaties ; elles sont discoïdes avec un diamètre de 15 à 16 μ ; les unes échinulées comme dans le *M. polycephala*, les autres avec de fortes échinules qui lui donnent l'aspect d'une petite noix de galle ; elles sont tantôt à l'extrémité des filaments mycéliens, tantôt sur des ramifications de longueur variable de ce même filament.

Je considère cette espèce, comme une espèce de passage entre *M. simplex* et *M. polycephala*.

Habitat : *Trouvé sur du fumier de chien, mélangé à des mucors.*

Mortierella raphani n. sp. (J. Dauphin).

Dans cette nouvelle espèce, les tubes sporangifères naissent tantôt isolés,

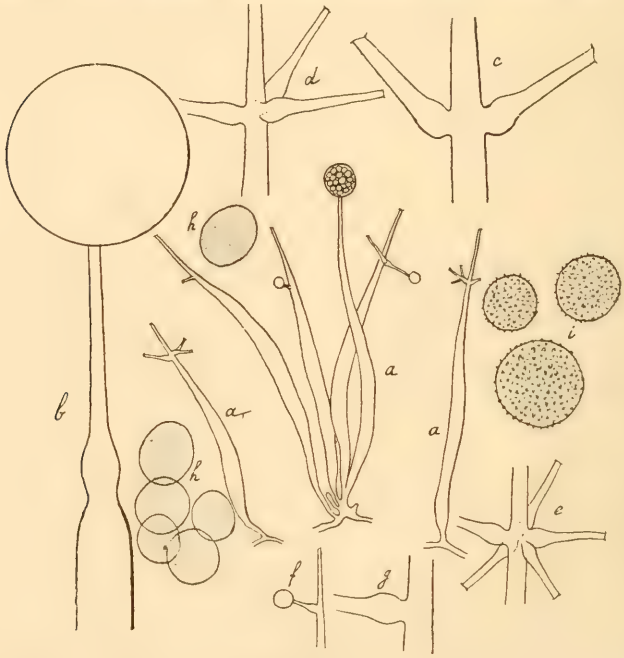


Fig. 30. — *Mortierella raphani* (n. sp. J. Dauphin). — *a*, Groupe de tubes sporangifères et sporanges isolés, gr. 114 ; *b*, Extrémité de tube sporangifère avec deux renflements opposés, débuts de ramification, gr. 680 ; *c*, *d*, *e*, Tubes sporangifères ramifiés (ramification en verticille), gr. 680 ; *f*, Une ramification isolée, gr. 114 ; *g*, La même plus grossie, gr. 680 ; *h*, Sporangiospores, gr. 680 ; *i*, Stylospores, gr. 680.

tantôt par groupe de cinq ou six en un même point d'un filament. Ils sont légèrement amincis à la base (1 μ) sur une petite longueur, puis se renflent

sur une grande partie de leur hauteur et leur diamètre atteint alors 10 à 12 μ. Ils se réduisent graduellement vers le haut. Ils ont une hauteur de 350 à 400 μ. Le sporange qui les termine, de 35 à 40 μ de diamètre, contient une vingtaine de spores arrondies ou légèrement ovoïdes, de 8 à 12 μ de diamètre.

Le tube sporangifère est quelquefois simple, mais le plus souvent ramifié ; les ramifications naissent à une petite distance du sommet, soit isolément, soit le plus souvent par deux, trois, quatre ou plusieurs branches secondaires disposées *en verticille*. Chacune de ces branches présente un léger renflement basilaire. Parfois elles présentent des ramifications de second ordre.

Les stylospores peu échinulées ont un diamètre variable de 10 à 20 μ.

D'après l'énumération qui précède, le groupe des Mortiérellées comprendrait donc en tout trente et une espèces ou variétés actuellement décrites ; mais nous allons voir que ce nombre doit être considérablement réduit, si l'on s'en tient aux caractères vraiment spécifiques, et si l'on fait entrer en ligne de compte les conditions dans lesquelles se développent les champignons et aussi les circonstances qui peuvent les modifier dans leur aspect et leurs dimensions.

La définition de l'espèce, dans ce groupe comme dans beaucoup d'autres, est assez difficile à donner d'une façon précise : en tout cas elle peut prêter à discussion. Mais il me semble qu'on pourrait adopter ici, comme on l'a déjà fait dans d'autres groupes, la notion de « grande espèce » et de « petite espèce ».

Sera considérée comme grande espèce, le type décrit par l'auteur qui pour la première fois l'aura étudié et en aura indiqué les caractères vraiment spécifiques : par exemple, *Mortierella simplex*, de Van Tieghem, sera une grande espèce de *Mortierella*. Une petite espèce se distinguera de l'espèce type, de la grande espèce, par deux ou plusieurs caractères de moindre importance, mais qui se maintiendront constants : l'espèce nouvelle précédemment citée, *Mortierella canina*, sera une petite espèce venant se placer à côté de *M. simplex*, grande espèce, à cause de son tube sporangifère simple, mais très atténué vers le haut, et de ses stylospores fortement échinulées.

Une variété sera déterminée par *un seul* caractère différent de celui de la grande espèce ; par exemple, *Mortierella cannabis* sera une variété de *Mortierella Van Tieghemi*, n'en différant guère que par le renflement basal que présentent les ramifications du tube sporangifère.

On pourra donc caractériser le genre *Mortierella* :

1° Par la nature de ses filaments mycéliens non cloisonnés, au moins quand ils sont jeunes ; la ramification en diapason de ces mêmes filaments; les anastomoses que ces derniers présentent souvent ;

2° Par le tube sporangifère sans columelle et la membrane diffluente du sporange, membrane dont il reste seulement la partie basale plus ou moins persistante au moment de la déhiscence ;

3° La présence de stylospores plus ou moins fortement échinulées.

Les caractères qui permettront de grouper les différentes espèces de *Mortierella* devront être pris dans le mode de ramification du tube sporangifère ; et je crois que la classification de M. Van Tieghem, basée sur ce caractère, peut encore être adoptée aujourd'hui ; quoiqu'elle date de 1875, elle est la seule, en tout cas, qui ne puisse se contester — et comme cet auteur rangeait autrefois les neuf espèces, connues en 1875, en quatre grands groupes principaux, on pourra encore aujourd'hui considérer :

1° Les espèces où le filament sporangifère est simple ;

2° Les espèces où le filament sporangifère sera ramifié en grappe régressive plus ou moins nettement verticillée ;

3° Les espèces où le filament sera ramifié en cyme bipare, unipare ou hélicoïde ;

4° Les espèces où le filament sera ramifié à la fois en grappe régressive et en cyme unipare hélicoïde.

Dans ces quatre grands groupes, on placera toutes les espèces actuellement connues, en tenant compte de tous les caractères qui permettront de distinguer les grandes espèces, les petites espèces et les variétés.

En dehors du caractère tiré de la ramification du tube sporangifère, je ne pense pas qu'il faille attribuer une importance spécifique à la grosseur du tube sporangifère, au diamètre des spores, encore moins à la couleur des filaments mycéliens. Coëmans a soin de dire que « quant à la dimension des spores, elle est trop variable pour qu'on puisse s'en servir comme caractère », et M. Van Tieghem, dans les descriptions

qu'il donne des différentes espèces, se garde bien, tout en donnant les dimensions moyennes des spores, de s'en servir comme d'un caractère spécifique. Les spores sont trop variables dans un même type pour qu'on puisse considérer leur diamètre et leur forme comme caractéristiques d'espèces nouvelles. Je crois que beaucoup de caractères considérés comme spécifiques dépendent des conditions biologiques dans lesquelles le champignon s'est développé et qu'ils sont plutôt des caractères adaptationnels que des caractères héréditaires. Quant à la couleur du mycélium, elle peut varier du blanc neigeux au brun plus ou moins foncé, selon l'âge du champignon C'est un caractère à rejeter.

Il n'est pas douteux pour moi que le *Mortierella Bainieri*, décrit en 1888 par M. Costantin, ne soit au fond qu'une variété de *Mortierella candelabrum* (Van Tieghem), parce que le seul caractère qui les différencie, d'après M. Costantin lui-même, est tiré « des spores qui sont rondes avec une partie nucléoïde au milieu ». Une autre variété a été décrite par M. Bainier qui n'a pas créé une espèce nouvelle.

Pour les mêmes raisons, *Mortierella simplex* devrait comprendre certainement comme petite espèce, ou peut-être comme simple variété, le *Mortierella fusispora*, malgré la présence de spores en fuseau, parce que c'est là, avec la dimension du tube sporangifère, le seul caractère qui différencie nettement ces deux espèces.

Tous les *Mortierella* décrits par Oudemans sont pour moi une seule et même forme que l'on doit considérer comme variété de *Mortierella simplex*.

De même *Mortierella Rostafinskii* n'est qu'une variété ou tout au plus une « petite espèce » de *Mortierella strangulata*.

Je crois qu'il serait logique de considérer au point de vue de la classification des Mortiérellées :

1° Les grandes espèces comme *Mortierella simplex; Mortierella polycephala; Mortierella candelabrum; Mortierella biramosa*, etc. ;

2° Les petites espèces ;

3° Les variétés.

Si le groupe des Mortiérellées perdait ainsi un certain

nombre d'espèces plus ou moins nettement caractérisées, il aurait au moins l'avantage d'être plus homogène et je crois que la systématique du groupe y gaaitgne enr simplicité.

Du reste, en parlant ainsi, je ne fais que suivre l'exemple donné par des savants bien connus. M. Bainier décrivant, dans ses observations sur les Mucorinées, un *Mortierella candelabrum* qui n'était pas identique à celui de M. Van Tieghem, se garde bien de créer une espèce nouvelle parce que les spores du type qu'il examine sont ovales au lieu d'être rondes. — M. Matruchot, étudiant la structure du protoplasma chez un *Mortierella reticulata* remarque que l'appareil sporangifère est plus grand que celui du type décrit par MM. Van Tieghem et Le Monnier; les branches sporangifères latérales, *nombreuses*, sont souvent *ramifiées*, etc., etc. ; « mais toutes ces différences sont insuffisantes pour constituer un type spécifique distinct » et l'auteur considère la forme observée comme une simple variété de *M. reticulata.*

J'ai moi-même observé que, dans certaines conditions, le *Mortierella polycephala* peut donner des branches latérales ramifiées que ni Coëmans, ni M. Van Tieghem n'ont jamais signalées ; ce n'est pas là un caractère spécifique. Je pourrais en dire tout autant pour la variété nouvelle *M. canina* que je décris et que je considère comme un terme de passage entre *M. simplex* et *M. polycephala.*

Je proposerai donc pour la famille des Mortiérellées la classification suivante, que je crois suffisamment justifiée; les caractères tirés de la grosseur des tubes sporangifères, des sporanges ou des spores étant tout à fait secondaires et propres tout au plus à établir des différences parmi les variétés qu'on pourra découvrir, ou parmi les anciennes espèces que je considère comme des *variétés* créées par l'adaptation à des conditions de vie biologique que nous connaissons mal. (Voir tableau ci-contre) (1).

(1) Dans ce tableau, j'ai groupé les formes connues de *Mortierella* d'après les caractères tirés de la ramification du tube sporangifère. J'ai rangé dans trois colonnes différentes celles que je considère comme appartenant à l'une ou l'autre des catégories : 1° grandes espèces; 2° petites espèces ; 3° variétés.

Genre Mortierella.

MODE DE RAMIFICATION du tube sporangifère.	GRANDES ESPÈCES	PETITES ESPÈCES	VARIÉTÉS
I. — Tube sporangifère simple.	**Mortierella simplex.**	*M. fusispora.* *M. apiculata.* *M. canina.*	M. isabellina. M. humicola. M. pusilla. M. subtilissima. M. repens.
II. — Tube sporangifère ramifié en grappe régressive plus ou moins verticillée.....	**M. strangulata.** **M. tuberosa.** **M. pilulifera.** **M. polycephala.** **M. reticulata.**	*M. Rostafinskii.* *M. Van Tieghemi.* *M. capitata.* *M. crystallina.* *M. echinulata.* *M. raphani.*	M. Van Tieghemi, *var.* cannabis. M. reticulata, *var.* (Matruchot).
III. — Tube sporangifère ramifié en cyme bipare ou unipare hélicoïde.	**M. candelabrum.**	*M. Bainieri.* *M. minutissima.* *M. nigrescens.*	M. Bainieri, *var.* Jenkini.
IV. — Tube sporangifère ramifié en grappe régressive et en cyme unipare hélicoïde.....	**M. biramosa.**		
ESPÈCES DOUTEUSES *M. diffluens. — M. ficariæ. — M. arachnoides.*			

Dans le tableau qui suit, je dresse la liste de toutes les espèces de *Mortierella* décrites jusqu'à ce jour, en donnant, à côté du nom spécifique, le nom de l'auteur qui l'a découverte, la date de la publication, et en suivant l'ordre chronologique qui est d'ailleurs celui que j'ai suivi dans la description des divers types. Dans les autres colonnes j'indique par les mots mycélium, stylospores, chlamydospores, sporanges et zygospores, que ces différents organes ont été étudiés par les auteurs ou qu'ils les ont signalés dans leurs descriptions. En comparant les différentes lignes de ce tableau, on peut d'un coup d'œil se rendre compte que beaucoup d'espèces ont été incomplètement suivies dans leur développement. Le mycélium et les stylospores ont été souvent ignorés ; les sporanges seuls ont été vus partout ; il est vrai que ce sont les organes les plus faciles à observer (1).

(1) Dans ce tableau, les tirets ont la valeur du mot placé au-dessus dans la même colonne et signifient que l'organe désigné a été étudié par l'auteur ; les guillemets indiquent que l'organe n'a pas été décrit.

Genre Mortierella.

Tableau des espèces actuellement connues, avec indication des organes végétatifs ou reproducteurs décrits par les auteurs qui les ont découvertes.

ESPÈCES	MYCÉLIUM — Hyphes. Thalle.	STYLOSPORES — Conidies.	CHLAMYDOSPORES — Conidies mycéliennes. Kystes.	SPORANGES (Spores).	ZYGOSPORES — Œufs. Zygotes.
1. Mortierella polycephala. 1863. Coëmans.	»	»	»	Sporanges.	»
1873. V. Tiegh. et Le M.	Mycélium.	Stylospores.	Chlamydospores.	—	
1903. J. Dauphin.	—	—		—	Zygospores.
2. M. crystallina ..... 1871. Harz.	»	»	»	—	»
3. M. echinulata..... 1871. Harz.	»	»	»	—	»
4. M. reticulata..... 1873. V. Tiegh. et Le M.	Mycélium.	Stylospores.	Chlamydospores.	—	»
5. M. candelabrum..... 1873. V. Tiegh. et Le M.	—	»	—	—	»
6. M. simplex..... 1873. V. Tiegh. et Le M.	—	Stylospores.	—	—	»
7. M. diffluens..... 1874. Sorokine.	»	»	»	—	»
8. M. pilulifera..... 1875. V. Tieghem.....	Mycélium.	Stylospores.	»	—	»
9. M. tuberosa..... 1875. Van Tieghem.	—	—	Chlamydospores.	—	»
10. M. strangulata ..... 1875. Van Tieghem.	—	—	»	—	»
11. M. biramosa ..... 1875. Van Tieghem.	—	—	»	—	»
12. M. nigrescens ..... 1876. Van Tieghem.	—	»	»	—	Zygospores.
13. M. fusispora..... 1876. Van Tieghem.	—	Stylospores.	»	—	»
14. M. minutissima..... 1876. Van Tieghem.	—	»	»	—	»
15. M. Rostafinskii..... 1878. Brefeld.	—	»	Chlamydospores.	—	Zygospores.
16. M. Ficariæ..... 1882. Therry et Thierry.	»	»	»	— ?	»
17. M. arachnoides..... 1885. Therry et Thierry.	»	»	»	— ?	»
18. M. Bainieri ..... 1888. Costantin.	Mycélium.	»	»	—	»
19. M. capitata..... 1891. Marchal.	—	»	»	—	»
20. M. apiculata..... 1891. Marchal.	—	»	»	—	»
21. M. repens. 1897. A. L. Smith.	—	»	»	—	»
22. M. Van Tieghemi..... 1900. Bachmann.	Mycélium.	Stylospores.	Chlamydospores.	—	»
23. M. isabellina..... 1902. Oudem. et Kon.	—	»	»	—	»
24. M. humicola ..... 1902. Oudem. et Kon.	—	»	»	—	»
25. M. pusilla..... 1902. Oudem. et Kon.	—	»	»	—	»
26. M. subtilissima ..... 1902. Oudem. et Kon.	—	»	»	—	»
27. M. Van Tieghemi *var.* cannabis. 1908. J. D.	—	Stylospores.	»	—	»
28. M. canina..... 1908. J. D.	—	—	»	—	»
29. M. raphani..... 1908. J. D.	—	—	»	—	»

III

ÉTUDE BIOLOGIQUE DE MORTIERELLA POLYCEPHALA

1° Description du mortierella polycephala.

Coëmans, qui a créé le genre, a découvert *Mortierella polycephala* parasite sur les champignons supérieurs *Dædalea* et *Polyporus*. Je dois à l'obligeance de M. le professeur Matruchot, d'avoir pu étudier cette espèce sans être obligé de la rechercher moi-même et de l'isoler en vue des cultures pures. Je l'ai, du reste, trouvée un peu plus tard, en 1904, vivant non en parasite, mais en saprophyte sur du pain moisi, dans la Forêt-Noire.

Coëmans n'en a étudié ni le mycélium, ni les chlamydospores, quoiqu'il ait donné quelques détails sur l'organisation de ce champignon [1] : « Au microscope, dit-il, il se montre formé d'un système radicellaire peu remarquable, non cloisonné, de filaments mucoréens rampants, très longs et peu rameux, enfin de cellules fructifères dressées, très nombreuses, et disposées ordinairement sur des gonflements gibbeux de la tige. »

« Les cellules fructifères sont comparativement courtes (1/4 à 1/5 de millimètre), renflées vers le milieu et effilées vers la pointe que termine un assez gros sporange. Sous celui-ci s'en trouvent d'autres (2-9) d'ordinaire plus petits, portés sur de courts pédicelles et disposés en faux verticilles, irrégulièrement espacés. — Les sporanges sont incolores, oligospores (4 à 20), dépourvus de sporophore intérieure et renferment des spores incolores, ovales ou arrondies dont le contenu est homogène ou présente parfois un nucléus central. Quant à la dimension des spores, *elle est trop variable pour qu'on puisse s'en servir comme caractère* ; elle est ordinairement proportionnée au volume du sporange et varie souvent dans un même réceptacle. »

M. Van Tieghem, dans son premier mémoire sur les Mucorinées, donne quelques détails sur le *Mortierella polycephala* et éclaire d'un nouveau jour la morphologie de l'espèce que j'ai étudiée moi-même en détail; il en caractérise les chlamydospores aériennes, échinées et lisses, le mycélium aérien et aquatique ;

les tubes sporangifères et les sporanges; les figures qu'il en donne sont suffisamment explicites pour qu'à première vue, on puisse facilement reconnaître l'espèce étudiée (fig. 4).

C'est donc en me reportant à la description de Coëmans et à celle de MM. Van Tieghem et Le Monnier, que j'ai pu

Fig. 31. — *Mortierella polycephala.* — *a*, Groupe de tubes sporangifères; *b*, Pied isolé avec sporanges; *c*, Sporangiospores; *d*, Stylospores, gr. 150; *e*, Sporangiospore, gr. 875; *f*, Stylospores, gr. 875; *g*, *h*, Chlamydospores mycéliennes, gr. 875; *j*, Zygospore, gr. 45; *h*, Ramification en diapason, gr. 875; *i*, *k*, Filaments anastomoses; *i*, 875; *k*, 150.

déterminer l'espèce de *Mortierella* dont j'allais entreprendre l'étude (fig. 31).

J'ai observé heure par heure le développement du *Mortierella polycephala* sur milieu gélosé, en cellule de Van Tieghem; le fond de la cellule est rempli d'eau, de sorte que la germination peut avoir lieu. Elle se produit en général au bout de cinq à six heures pour la spore, de sept à huit heures pour la chlamydospore dont la membrane est plus épaisse; à ce moment, et sans qu'on observe que la spore ait gonflé, en un point quelconque apparaît un renflement qui bientôt s'étale et donne, de part et d'autre de la spore, un ou deux, quelquefois trois filaments sensiblement égaux qui vont s'allonger en se ramifiant à la surface du substratum; le développement est d'abord très

lent ; en vingt-quatre heures, les deux premiers filaments que j'observai avaient à peine l'un 15 μ, l'autre 9 μ. Peu à peu, les filaments, en se développant, se divisent par dichotomie, s'anastomosent, et, au bout de trois à quatre jours, recouvrent toute la surface du substratum. Ils commencent à s'étaler au delà et à se dresser dans l'air en même temps que les fructifications apparaissent. Il est à noter qu'au début, le mycélium, ainsi formé par la germination de la spore ou de la chlamydospore, est tout à fait superficiel : je n'ai jamais observé, dans les débuts de la vie du champignon, que les filaments poussent des prolongements à l'intérieur, de manière à former le mycélium aquatique dont parle M. Van Tieghem et que l'on remarque un peu plus tard, même lorsque le champignon pousse sur un milieu solide ou demi-solide comme la gélose ou la gélatine.

Le mycélium étant encore très jeune, et les fructifications peu abondantes, les filaments sont remplis d'un protoplasma parfaitement homogène et réfringent ; c'est alors que l'on peut bien observer la circulation protoplasmique déjà signalée par M. Van Tieghem dans son deuxième mémoire sur les Mucorinées. Dans le *Mortierella polycephala*, on observe nettement deux courants très réguliers qui vont en sens contraire, un courant central et un courant périphérique. Le premier est plus rapide que le second. Ils sont visibles à un fort grossissement, grâce à l'inégale réfringence du protoplasma qui en est le siège ; le protoplasma périphérique, étant plus condensé, est plus réfringent que le protoplasma central. A l'extrémité d'un tube mycélien, le courant semble se réfléchir dans tous les plans, continuer en sens inverse, et constituer alors le deuxième courant pariétal plus lent quoique tout aussi régulier. Quand le mycélium est plus âgé, le protoplasma devient réticulé, puis vacuolaire, des globules huileux apparaissent dans sa masse et la circulation protoplasmique est, sinon complètement supprimée, du moins très difficile à observer; d'autant plus que souvent alors, des cloisons interviennent pour gêner ce mouvement.

Lorsque le mycélium est sectionné en un point quelconque, il se reforme très vite une cloison, et l'accroissement se fait de nouveau normalement. M. Van Tieghem a signalé cette faci-

lité des Mucorinées, de cicatriser rapidement toute blessure.

Comment et pourquoi le mycélium se ramifie-t-il?

Il est un fait certain, c'est que l'allongement du filament mycélien est non pas terminal, mais subterminal. En arrière de l'extrémité du filament, la membrane est moins épaisse qu'au bout, et elle est très probablement, par cela même, plus élastique et plus apte à céder sous la poussée protoplasmique. Elle s'épaissit un peu plus tard, tandis que près de l'extrémité du filament elle reste toujours plus mince. Si, à un moment donné, la circulation est plus active, il se forme à cet endroit un petit bourgeon qui sera le commencement d'une nouvelle ramification.

Il serait intéressant de rechercher quelles sont les influences qui interviennent pour provoquer la poussée des deux bourgeons latéraux qui vont allonger le filament en dichotomie. En général, quand il va se produire une pareille division, les deux nouveaux bourgeons apparaissent dans un plan passant par l'axe du filament et parallèle à la surface du substratum. C'est ainsi que cela se passe dans une culture en cellule Van Tieghem, et il est possible que la lumière ait un rôle dans l'apparition de ces bourgeons qui doivent se former de cette manière quand le mycélium est aérien tout aussi bien que lorsqu'il est superficiel.

Lorsque la ramification se produit latéralement, elle est, comme dans le cas des ramifications dichotomes, annoncée par la réduction de l'épaisseur de la membrane du tube, qui pousse alors vers l'extérieur un bourgeon. Celui-ci va se développer comme les précédents. Le protoplasma, pour produire ces bourgeons, doit probablement sécréter une diastase capable de résorber en partie la membrane qui peut alors faire hernie au dehors.

Très souvent aussi, le contact du filament primitif avec un corps étranger plus dur que le filament lui-même, est une cause de ramification.

J'avais souvent été frappé de ce fait que, là où se trouvait une ramification, je voyais aussi fréquemment une parcelle de substance quelconque contre laquelle le filament venait s'aplatir et, à partir de là, bifurquait à droite et à gauche. Et, en effet, en semant plusieurs spores les unes à côté des autres, on peut

observer que chaque fois qu'un filament vient au contact de la spore voisine, il s'aplatit peu à peu et cesse de s'accroître, puis, sous la poussé de la turgescence, il se produit de chaque côté deux prolongements qui vont s'allonger à leur tour, puis se diviser de la même façon et probablement sous l'influence d'une même cause, si les filaments qui rencontrent l'obstacle n'arrivent pas à le franchir ou à passer par-dessous.

Formation des chlamydospores aériennes (Stylospores).

A partir du moment où tout le substratum est recouvert de cette toile de filaments mycéliens plus ou moins enchevêtrés et anastamosés, les fructifications aériennes apparaissent sous la forme de stylospores (fig. 32). En même temps, pour subvenir aux besoins de ces nouveaux organes, le mycélium pousse des prolongements vers l'intérieur du milieu nutritif et le mycélium aquatique va prendre naissance, produisant par places des kystes ou chlamydospores sessiles lisses.

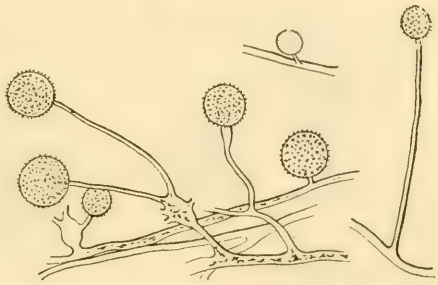


Fig. 32. — *Stylospores.* — Divers modes d'insertion des stylospores, gr. 480.

Sur un filament mycélien, provenant de la germination d'une spore ou d'une chlamydospore observée en cellule de Van Tieghem, apparaît un renflement causé par l'afflux du protoplasma qui se condense en ce point. Ce renflement grandit et présente alors un léger étranglement qui le sépare nettement du filament mycélien ; il peut alors se présenter deux cas : ou bien le renflement va s'agrandir sans que le pédicelle s'allonge lui-même, ou bien le pédicelle va s'allonger plus ou moins en même temps que le renflement va s'exagérer. Il se formera alors, ou une chlamydospore presque sessile, ou une chlamydospore longuement pédicellée.

Quoi qu'il en soit, les transformations ultérieures seront sensiblement les mêmes. Le protoplasma s'accumule à l'intérieur du

renflement et garde tout d'abord son homogénéité, pendant que le renflement, en général sphérique, s'agrandit. Au moment d'atteindre sa dimension définitive, une cloison apparaît qui sépare l'extrémité du pédicelle de la stylospore, tandis que la membrane du filament mycélien repoussée par la pression interne se résorbe et est remplacée par une membrane plus épaisse formée en dessous, qui deviendra l'exospore. A ce moment, le protoplasma intérieur est absolument homogène et très réfringent; il possède un pouvoir dispersif considérable;

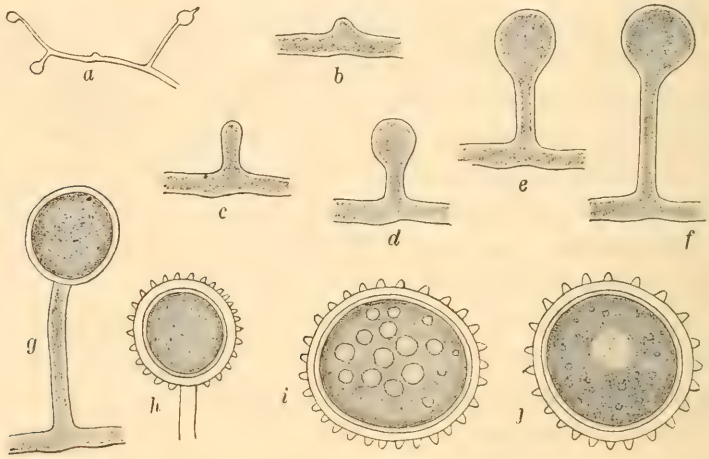


Fig. 33. — Développement d'une stylospore. — *a, b, c, d, e, f, g,* Différents états du développement de la stylospore, gr. 1000; *h, i, j,* Coupes à travers des stylospores fixées à l'alcool et montrant l'aspect différent du protoplasma plus ou moins remplies de gouttelettes huileuses, gr. 1300.

il m'est arrivé souvent dans d'autres circonstances, d'examiner ces spores à la lumière blanche du bec Auer et de constater que suivant l'incidence des rayons lumineux, le contenu protoplasmique de ces stylospores apparaît marqué des plus vives couleurs. Suivant la mise au point, on peut les voir coloriées très nettement de rouge, de jaune, de bleu ou de violet. J'ai quelquefois observé le même phénomène dans les sporangiospores. Plus tard le protoplasma devient finement granuleux, et plus ou moins réticulé; une deuxième membrane (l'endospore) apparaît en dedans de la première, tandis que celle-ci se montre souvent hérissée de prolongements qui, à un fort grossissement, lui donnent assez l'aspect d'une roue dentée.

A l'intérieur des mailles de ce protoplasma réticulé apparaissent des gouttelettes huileuses dont le nombre va en augmentant, tandis que le protoplasma se rassemble sur le pourtour, laissant au centre une partie réfringente formée par de l'huile. En traitant par les réactifs colorants, on peut, quoique assez difficilement, constater la présence de quelques noyaux à la périphérie. L'hématoxyline, après fixation par l'alcool, m'a donné le meilleur résultat (fig. 33).

Je n'ai pas souvent observé la formation de chlamydospores aquatiques, car le mycélium s'étend très peu à l'intérieur du milieu nutritif quand celui-ci est constitué par un substratum solide, comme c'est le cas de la gélose.

Au bout de cinq à six jours, huit jours au plus, le mycélium est répandu sur toute la surface du milieu nutritif et dans l'air de la cellule Van Tieghem se dressent une multitude de chlamydospores aériennes, les unes (en très petit nombre), lisses, peu ou pas pédicellées, les autres très fortement échinulées.

Malgré tous mes efforts, je n'ai pu pousser plus loin l'étude de *Mortierella polycephala* en cellule de Van Tieghem ; j'ai essayé d'employer des milieux de culture solides ou liquides, gélose, gélatine, eau, jus de pruneaux, jus d'orange, etc., en choisissant naturellement des milieux assez transparents. Toutes mes tentatives sont restées infructueuses et j'ai dû, pour aller plus loin dans l'étude des formations fructifères, m'adresser aux cultures en grandes surfaces, soit dans des assiettes stérilisées, soit dans des tubes de Roux, soit dans des boîtes de Pétri, soit encore dans des ballons Pasteur.

En culture cellulaire je n'ai jamais obtenu que des chlamydospores simplement pédicellées. Dans des cultures en grande surface, dans des boîtes de Pétri, des ballons ou des tubes, j'ai rencontré, quoique plus rarement, des formes ramifiées comme celles que M. Van Tieghem a décrites. Du reste, dans les ramifications des organes reproducteurs, on peut rencontrer de très grandes variations. J'y reviendrai un peu plus loin.

Pour étudier les autres organes reproducteurs, j'ai donc fait de grandes cultures en surface, en employant comme substratum, du fumier de cheval stérilisé à l'autoclave à 120° et placé dans de larges assiettes qui, elles-mêmes, avaient été

flambées. L'ensemencement étant fait aseptiquement, j'obtenais au bout de trois ou quatre jours, une très belle poussée de mycélium qui bientôt se couvrait en même temps de sporanges et de chlamydospores. J'ai toujours observé dans ces conditions la prédominance des sporanges sur les chlamydospores ou les stylospores, ce qui laisserait supposer que, dans la vie ordinaire, sur un substratum naturel où la nourriture est abondante, ce ne sont pas nécessairement les chlamydospores qui se forment d'abord, les sporanges se produisant ensuite lorsque les conditions deviennent mauvaises. Les deux sortes d'organes peuvent apparaître simultanément.

M. Van Tieghem a très bien décrit la formation des sporanges et je ne peux mieux faire que de citer ici ce qu'il disait à ce sujet en 1875 dans son deuxième mémoire sur les Mucorinées : « Pour constituer un sporange, une branche issue d'une entrefourche rampante, se dichotomise plusieurs fois de suite en des points très rapprochés ; il se forme ainsi une sorte de rosette aplatie, dont les tubes rayonnants, courts et gros, accumulent une grande quantité de protoplasma sombre et finement granuleux. Cette provision faite, une (ou plusieurs) des branches de la rosette se dresse perpendiculairement au plan d'appui, se renfle beaucoup et s'allonge en s'amincissant en cône au sommet pour former le tube sporangifère. »

Dans le *Mortierella polycephala*, le protoplasma du tube sporangifère, homogène, est doué de mouvements très actifs, quand apparaît le renflement terminal qui va constituer le sporange.

Lorsque se produit la cloison qui sépare le sporange du tube sporangifère, ce mouvement se ralentit de plus en plus et on aperçoit au milieu du protoplasma de nombreuses gouttelettes huileuses.

Souvent le tube sporangifère présente plusieurs ramifications secondaires en nombre variable, insérées en faux verticilles, terminées chacune par un renflement qui deviendra lui-même un sporange. Chacune de ces ramifications peut, à son tour, en donner d'autres suivant les conditions. Leurs sporanges ne sont pas nécessairement consécutifs à la maturation du sporange terminal ; celui-ci peut ne pas être encore arrivé à

maturité que déjà le deuxième ou le troisième sporange a laissé échapper ses spores (fig. 34).

A l'intérieur du sporange le protoplasma est d'abord homogène, puis réticulé avec des vacuoles plus ou moins volumineuses; la cloison qui sépare le sporange du tube est plane ou légèrement concave. Un peu plus tard, au contraire, un travail

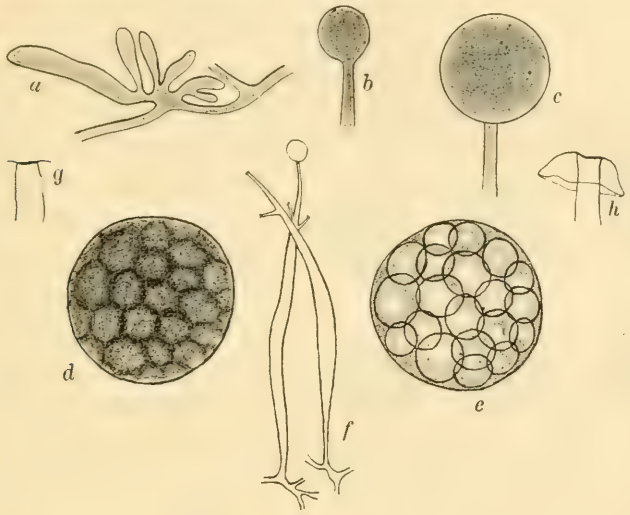


Fig. 34. — *Mortierella polycephala.* — *a*, Début de tubes sporangifères, gr. 670; *b*, Début de sporange, gr. 670; *c*, Sporange jeune, gr. 670; *d*, Sporange avec protoplasma montrant la division en polyèdres, gr. 670; *e*, Sporange mûr avec les spores, gr. 670; *g*, *h*, Extrémité du tube sporangifère avec collerette rabattue; *f*, Tubes sporangifères, gr. 115.

se fait à l'intérieur du sporange qui montre un certain nombre de petites sphères huileuses très réfringentes. Autour de ces sphères, le protoplasma se dispose comme les faces d'un polyèdre dont le globule semble occuper le centre; puis le protoplasma interne se concentre autour du globule réfringent central et forme une masse arrondie, tandis que la face externe du protoplasma semble se condenser en une membrane très mince, très diffluente. En même temps la partie protoplasmique qui formait les faces du polyèdre paraît se résorber, ou du moins se transformer en une masse gélatineuse qui maintiendra pendant quelque temps les spores agglutinées entre elles, même lorsque la membrane du sporange aura disparu. Quand on examine des spores au moment de la maturité, on les voit en effet

souvent nager dans le liquide de la préparation et se présenter sous une forme qui rappelle une *morula*. Cette membrane est extrêmement mince et se distingue difficilement, à partir du moment où les spores sont formées à l'intérieur du sporange; elle disparaît dès qu'elle est au contact de l'eau et il n'en reste qu'une faible partie à l'extrémité du tube sporangifère.

Les spores.

La spore du *Mortierella polycephala* est sphérique en général, parfois légèrement ovale; elle présente un diamètre d'environ 10 à 14 μ; mais ce diamètre est très variable et dans la même culture il n'est pas rare d'en rencontrer de très petites, d'environ 1 à 2 μ de diamètre et de très grandes allant jusqu'à 20 et même 25 μ. Les dimensions que je donne ont été prises comme moyenne d'un très grand nombre de mesures faites sur des spores provenant d'une culture en grande surface sur un substratum naturel, le fumier de cheval. La spore jeune, au sortir du sporange, se montre formée d'une membrane très mince, à l'intérieur de laquelle se trouve un protoplasma d'abord homogène, puis finement granuleux, qui paraît tout d'abord régulièrement disposé à l'intérieur de la membrane et présente parfois une partie plus claire au centre (fig. 35). En examinant à un fort grossissement, avec l'objectif à immersion, une préparation fixée à l'alcool et colorée à la fuchsine ou à l'hématoxyline, on voit que ce protoplasma affecte une disposition finement réticulée, avec quelques noyaux qui paraissent plutôt disposés en petit nombre à la périphérie. Un peu plus tard, dans une spore plus âgée, la partie protoplasmique devient plus franchement réticulée, en même temps qu'apparaissent des gouttelettes huileuses disposées irrégulièrement du centre vers l'extérieur; puis ces gouttelettes semblent se résoudre en un seul globule qui occupe le centre

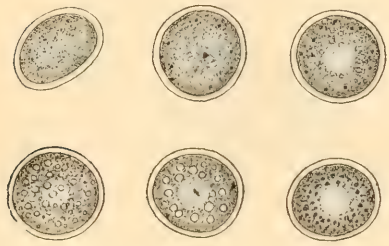


Fig. 35. — Sporangiospores à divers états: on y voit le protoplasma d'abord homogène, puis réticulé, avec noyaux surtout répartis à la périphérie, et des gouttelettes huileuse dans les spores plus âgées (fixées à l'alcool, gr. 850).

de la spore, tandis que la partie protoplasmique reste autour du globule huileux central.

Les zygospores.

J'ai observé, en 1902, les zygospores du *Mortierella polycephala*; elles ont une forme arrondie, légèrement discoïde; elles apparaissent, au milieu du mycélium aérien, comme une tache blanchâtre qui brunit très rapidement, puis devient presque noire au bout de quelques mois. Elles ont un diamètre qui varie beaucoup et peut atteindre parfois 1 millimètre. Examinées au microscope, elles se montrent comme une tache arrondie noire que l'éclairage le plus intensif ne permet pas d'examiner par transparence. Elles sont entourées d'un réseau très serré de filaments mycéliens qui forme autour de l'œuf une sorte de buisson protecteur. Si on essaie de supprimer cette enveloppe, ce qui est extrêmement délicat, on n'est pas mieux renseigné sur la nature particulière de ces organes.

On sait que les zygospores ont déjà été signalées par MM. Van Tieghem et Le Monnier, chez le *Mortierella nigrescens*, et par M. Brefeld, chez le *Mortierella Rostafinskii*.

Les zygospores apparaissent par places au milieu du mycélium qui se montre, d'autre part, riche en sporanges et en chlamydospores. Je les ai toujours rencontrées accompagnées de sporanges, et jamais dans les conditions où les sporanges n'apparaissent pas.

A l'endroit où on les observe, le mycélium est toujours plus compact; quand on les écrase en les plaçant sous une lamelle, on voit l'enveloppe de cet organe se briser en un endroit et le contenu protoplasmique s'en échappe en même temps qu'une multitude de gouttelettes d'huile reconnaissables à leur réfringence particulière.

Les renseignements techniques concernant l'étude de ces organes particuliers, si rarement observés chez les Mortiérellées, font défaut, et les auteurs qui les ont signalés n'indiquent en aucune manière leur façon d'opérer quand il s'agit de les étudier d'une manière approfondie.

J'ai dû tâtonner longtemps avant d'arriver à un résultat significatif, et, encore aujourd'hui, en serais-je réduit, dans

cette étude, à les signaler tout simplement si je n'avais pu observer directement quelques états de leur développement.

L'observation directe ne permet pas de les étudier convenablement, à moins d'avoir affaire à des organes très jeunes, et ma première idée a été d'en faire des coupes. La méthode des coupes est extrêmement délicate à employer avec les Mortiérellées et les auteurs qui, comme Léger, les ont pratiquées, n'en ont obtenu que de médiocres résultats. Brefeld n'indique rien sur son mode opératoire. J'ai essayé le mode de fixation assez simple, préconisé par Léger [18]. Il consiste à fixer les organes dans l'alcool où on les laisse séjourner pendant quelques jours; puis on les transporte dans un tube dans lequel on verse quelques centimètres cubes de collodion, de telle sorte que la préparation à inclure soit complètement recouverte, et on ferme le tube avec un bouchon dans lequel on a taillé une petite gouttière permettant la communication avec l'extérieur.

L'éther du collodion, en s'évaporant lentement, laisse une masse résiduelle contenant l'objet à étudier et que l'on peut alors facilement couper au microtome et colorer ensuite. Cette méthode, qui réussit bien pour les coupes de spores et de mycélium de Mucorinées, ne m'a pas donné de résultats convenables pour la recherche que je poursuivais.

J'ai essayé d'une autre méthode, plus longue et plus minutieuse peut-être, et qui en me donnant un meilleur résultat, m'a permis de faire quelques dessins à la chambre claire. Malheureusement, ces préparations ne se conservent pas, et la difficulté réside toujours pour ces opérations, dans la délicatesse des tissus sur lesquels on opère, et que le rasoir le meilleur écrase toujours plus ou moins.

Je fixe les tissus, y compris les spores, chlamydospores et zygospores, en les laissant séjourner un temps variable soit dans le liquide de Flemming, soit dans le picroformol. Je les retire ensuite et les lave d'abord à l'alcool faible iodé, puis à des alcools de plus en plus concentrés, jusqu'à l'alcool absolu. Je les laisse vingt-quatre heures dans l'alcool à 90°, quarante-huit heures dans l'alcool absolu. Je les passe ensuite dans le chloroforme pur, après les avoir ainsi déshydratés, puis dans le chloroforme paraffiné. Enfin, pour l'inclusion définitive, je les laisse

dans la paraffine pure à l'étuve, pendant cinq ou six heures. J'obtiens ainsi un bloc de paraffine dans lequel se trouvent enrobés les tissus à étudier. Je coupe au microtome et j'obtiens une série de coupes que je traite par les divers colorants et que je fixe, après les précautions d'usage, dans le baume de Canada.

Ce procédé est loin de donner des résultats parfaits, mais il permet néanmoins de se rendre compte de la structure de la zygospore (fig. 36).

La partie externe est très épaisse et ne présente pas une structure homogène. Sur la coupe, elle se montre formée par un feutrage serré laissant par places des espaces vides que le réactif n'a pas touchés. Elle a une épaisseur qui atteint presque le tiers du diamètre de la zygospore, et à l'intérieur, elle laisse voir son contenu, constitué surtout de gouttelettes huileuses séparées de la paroi externe par une membrane relativement peu épaisse.

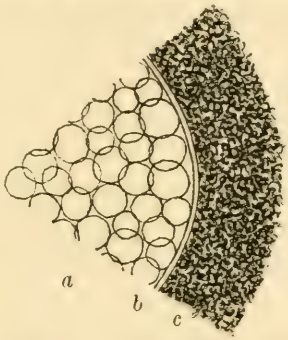


Fig. 36. — Coupe à travers la zygospore (une partie seulement a été représentée, gr. 170). — *a*, Gouttelettes huileuses; *b*, Membrane de l'œuf; *c*, Enveloppe formée par les filaments vides de protoplasma.

J'ai essayé de faire germer la zygospore, mais jusqu'à présent les procédés employés ne m'ont pas donné les résultats que j'espérais. Il est, en effet, extrêmement difficile de séparer complètement et rigoureusement la zygospore du buisson de filaments qui forme son enveloppe. Ou bien, la zygospore se brise sous le scalpel : les fragments qui en proviennent sont encore plus difficiles à séparer de leur enveloppe, et alors le développement, s'il a lieu, ne peut pas être attribué nécessairement à l'œuf lui-même; ou bien, la zygospore ne se brise pas, et il est difficile d'affirmer que l'enveloppe externe plus ou moins cutinisée à l'extérieur n'a pas emprisonné dans ses mailles une spore ou une chlamydospore qui, elle, germera, et pourra faire croire à la germination de la zygospore.

J'ai tourné la difficulté en cherchant les conditions dans lesquelles la zygospore pourrait résister, tandis que les filaments mycéliens ou les spores et les chlamydospores seraient

tués. Ces dernières, ainsi que le mycélium, séjournant dans de l'acide chlorhydrique à 1/1000 ne perdent pas la faculté de germination. Plongées pendant vingt-quatre heures dans l'acide chlorhydrique à 1/100, ni les uns ni les autres ne peuvent germer. J'ai donc laissé séjourner des zygospores pendant plusieurs jours dans de l'acide chlorhydrique au 1/100, de façon à tuer les spores et les filaments. Dans ces conditions les zygospores ensemencées m'ont donné un mycélium normal et non pas immédiatement des sporanges, comme le dit M. Van Tieghem à propos du *Mortierella nigrescens*. Je n'ai pas cependant la prétention d'infirmer les conclusions de ce savant en ce qui concerne la germination de la zygospore ; il est possible que la zygospore emprisonne dans les mailles de sa capsule des spores qui résistent à l'agent destructeur employé et je ne peux pas encore affirmer que dans les conditions où les zygospores se trouvaient placées, ce sont les œufs qui ont germé.

MM. Van Tieghem et Le Monnier ont obtenu la germination de la zygospore de *Mortierella nigrescens* [7], et ont observé que la germination de cet œuf donne lieu à un sporange. Brefeld qui a observé la zygospore de *Mortierella Rostafinskii* [8] « a vainement attendu une véritable germination de la zygospore ». Au bout de quelques mois les capsules étaient fanées et brisées ; le contenu de la spore jaunissait et la spore elle-même mourait. Lorsqu'on avait débarrassé avec précaution une centaine de zygospores de leurs capsules avant de les semer, le résultat était identique, les spores mouraient. En laissant les spores sur le substratum où elles avaient pris naissance, on n'obtenait aucun résultat.

En laissant les zygospores se reposer pendant quelques temps, Brefeld n'obtenait pas de meilleurs résultats et il émettait l'idée que peut-être les zygospores peuvent avoir perdu généralement toute faculté de germination [8], (page 88).

Renonçant pour le moment à la possibilité de voir germer la zygospore obtenue, j'ai cherché à découvrir sans aucune préparation, par le seul examen microscopique, la formation de cette zygospore si rarement entrevue chez les Mortiérellées. Il n'est guère possible de chercher à assister à cette formation

en suivant le développement du *Mortierella* dans la cellule de Van Tieghem ; on peut voir parfois des filaments se renfler et venir s'accoler l'un contre l'autre, comme s'ils devaient se fusionner, mais le développement ne va pas plus loin et ne donne autre chose qu'un mycélium et des chlamydospores. Le seul moyen à employer, consiste à examiner très souvent un mycélium en voie de développement. J'ai observé ainsi, dans le seul but de voir la formation de la zygospore, plus d'un millier de préparations. A cet effet, on prélève aseptiquement une parcelle du mycélium et on l'examine sans aucune dissection, sans aucune préparation, sous le microscope à un fort grossissement. On peut, avec beaucoup de patience, découvrir, au milieu d'un mycélium extrêmement fin et délicat, des aspects différents de l'organe à étudier et les dessiner tels qu'on les rencontre.

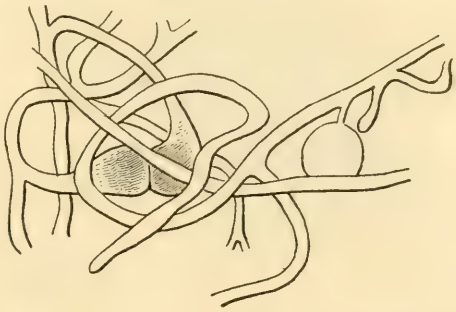


Fig 37. — Filaments renflés qui deviendront les gamètes et qui se montrent déjà accolés mais ne présentent pas encore de cloisons, gr. 750.

La difficulté est rendue plus grande par ce fait qu'avant la conjugaison des gamètes, les filaments qui vont s'unir sont déjà entourés d'un réseau plus ou moins serré de filaments qui vont se multiplier beaucoup pour protéger l'œuf dès qu'il sera formé.

J'ai pu suivre ainsi la formation de ces zygospores, et les dessins que je représente, dessinés à la chambre claire, indiquent les différents stades de la formation de l'œuf. Au milieu d'un réseau de filaments mycéliens déjà plus resserrés qu'ailleurs, on peut voir deux branches qui se dirigent l'une vers l'autre en renflant leurs extrémités et en se recourbant déjà en forme de crosses (fig. 37). Ce n'est pas toujours dans le voisinage des sporanges que se fait cette différenciation. Les deux branches copulatrices sont quelquefois de même taille, mais dans plusieurs cas observés, elles peuvent être légèrement différentes.

Ces deux branches sont remplies d'un protoplasma homo-

gène, peut-être un peu plus dense que dans les autres régions, et elles se séparent bientôt du reste du filament par une cloison qui va ainsi séparer les deux gamètes dont la fusion formera l'œuf (fig. 38). Lorsque les deux filaments arrivent en contact, ils n'ont pas toujours atteint leurs dimensions définitives et ils s'accroissent alors, tout en restant accolés, jusqu'au moment de la fusion des deux espèces de protoplasma. La cloison de séparation est difficile à apercevoir, car au moment de sa formation, les deux filaments qui vont se conjuguer sont déjà entourés d'un certain nombre de filaments issus soit de la base des deux gamètes, soit des filaments voisins; ces derniers se divisent et se ramifient tout autour des deux crosses, de sorte que l'observation en est de plus en plus difficile. Pendant un certain temps, les gamètes s'accroissent encore, tandis que leur protoplasma semble se contracter à l'intérieur : alors se fait la résorption de leurs cloisons en regard et la fusion des deux gamètes. En même temps, les filaments extérieurs se sont beaucoup ramifiés et il faut alors essayer soit le procédé des coupes, soit le procédé de l'écrasement pour observer l'œuf au moment où il vient de se former. A ce moment, il n'a pas encore sa forme définitive, mais peu à peu il va s'agrandir et s'arrondir en repoussant sa membrane contre l'enveloppe externe des filaments qui, de leur côté, en se divisant, se serrent les uns contre les autres, s'anastomosent et se fusionnent; ils finissent par former autour de l'œuf un feutrage très serré dont il est malaisé de le débarrasser. On comprend que dans ces conditions, il soit difficile, même dans les coupes les mieux faites et les plus réussies,

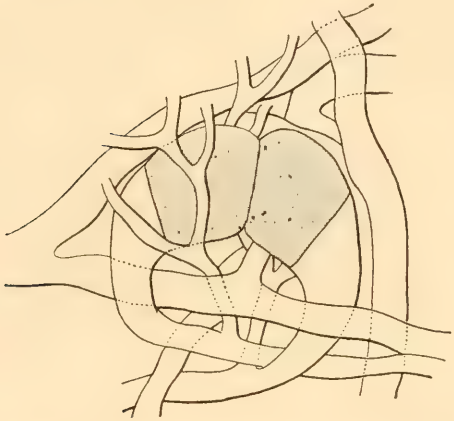


Fig. 38. — Deux gamètes, montrant la cloison qui les sépare du reste du filament. Ils ne sont pas encore fusionnés, mais se montrent déjà entourés de quelques filaments protecteurs (Obj. immersion, gr. 780).

de pouvoir distinguer nettement les restes des deux filaments copulateurs (fig. 39). Après la conjugaison, ces deux branches doivent disparaître au milieu des autres filaments, comprimées par suite du développement considérable des rameaux protecteurs. Il me paraît impossible qu'elles puissent conserver à la fois leur forme et les dimensions qu'elles avaient au moment de la conjugaison. Du reste, MM. Van Tieghem et Le Monnier, qui ont suivi le développement de la zygospore de *Mortierella nigrescens*, indiquent bien dans leur mémoire que le dessin qu'ils en donnent représente une coupe théorique.

Fig. 39. — Œuf formé observé après l'écrasement de la préparation. — On distingue les restes des deux gamètes à travers le feutrage très serré des filaments mycéliens, gr. 750.

En résumé, j'ai rencontré dans le *Mortierella polycephala* les organes reproducteurs suivants :

1° Les chlamydospores aériennes pédicellées, échinulées, que M. Van Tieghem désigne sous le nom de stylospores ;

2° Des chlamydospores sessiles ;

3° Des sporangiospores ;

4° Des kystes (chlamydospores aquatiques) ;

5° Des zygospores.

J'ai essayé, selon la méthode indiquée par M. Blakeslee [30], de rechercher si le *Mortierella polycephala* est homothallique ou hétérothallique. A cet effet, j'isolai successivement *une* spore et *une* chlamydospore, je les transportai aseptiquement dans un tube contenant de la gélose et j'observai le développement.

Les zygospores se forment toujours sur milieu glucosé en même temps que les sporanges soit à partir de la spore, soit à partir de la stylospore. On peut donc affirmer que le *Mortierella polycephala* est homothallique. Comme la plupart des Mucorinées sont hétérothalliques, le *Mortierella polycephala* se placerait à côté de *Sporodinia grandis* et de *Spinellus fusigera* parmi les espèces des Mucorinées considérées comme homothalliques par l'auteur américain [30].

Dans l'état actuel de mes recherches, je n'ai pas encore pu obtenir d'une façon sûre la germination des zygospores ; je ne

peux donc pas dire, comme MM. Van Tieghem et Le Monnier, si elles germent en donnant un sporange, et par conséquent si le *Mortierella polycephala* présente dans son développement une alternance de générations, ou si, comme le prétend Brefeld, ce sont des organes ayant perdu toute faculté de germination. Peut-être un peu plus tard, quand mes recherches sur ce sujet seront plus avancées, pourrai-je, en tout état de cause, formuler une opinion s'appuyant sur des faits précis. Je me suis borné pour l'instant à chercher dans quelles conditions peuvent se former ces différents organes et ce sont ces recherches que je vais maintenant exposer.

2° Influence des conditions physiques extérieures sur la croissance et sur la formation de l'appareil reproducteur du Mortierella polycephala.

A ma connaissance, il existe peu d'ouvrages qui traitent de la biologie des Mortiérellées. A part les mémoires justement réputés de MM. Van Tieghem et Le Monnier sur les Mucorinées (et ils traitent des Mucorinées en général, et non pas spécialement des Mortiérellées), il existe un bon travail de Hans Bachmann, publié dans les *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* du professeur Pringsheim, en 1900. Bachmann étudie une nouvelle espèce, *Mortierella Van Tieghemi* [44], au double point de vue morphologique et physiologique, et les résultats qu'il donne sont intéressants à plusieurs points de vue.

Une condition primordiale, dans ces questions de physiologie, est d'obtenir des cultures pures; la nécessité n'en est plus à démontrer et il faut de toute façon les réaliser avant de pouvoir formuler des conclusions de quelque valeur. Telle culture pure qui, d'ordinaire, produit un mycélium abondant et un appareil fructifère complet et bien développé, peut, dans les mêmes conditions physiques ou chimiques, donner un mycélium très misérable et un appareil fructifère très réduit ou même très modifié, si la culture est envahie par les bactéries ou des moisissures. J'ai plusieurs fois obtenu, par accident, des cultures semblables.

Technique et choix du milieu de culture.

Toutes mes cultures ont été réalisées dans des tubes de Roux, dans des ballons Pasteur, des boîtes de Pétri, etc., stérilisés à l'autoclave à 120°. Quand j'ai voulu faire des cultures en grandes surfaces, j'ai toujours pris soin de stériliser la coupelle à l'autoclave après l'avoir flambée ; l'assiette contenant la coupelle était elle-même flambée au bec Bunsen, ainsi que le

disque de verre qui devait la recouvrir; puis la coupelle était elle-même introduite aseptiquement dans l'assiette remplie du milieu nutritif approprié, puis stérilisée de nouveau à 120° et ensemencée.

J'avais à faire choix d'un milieu qui pût me servir dans toute la suite de mes études; je pouvais choisir un milieu liquide ou un milieu solide; j'essayais dans ce but des milieux liquides. Le liquide Raulin, formé d'eau (2000), de sucre (70), d'azotate d'ammoniaque (3), d'acide tartrique (2), et de traces de phosphate d'ammoniaque, de carbonate de potasse, de chaux et de magnésie, n'est pas propice à la germination des spores du *Mortierella polycephala* et je n'obtenais aucun résultat. Je simplifiais la composition du milieu en ne prenant que de l'eau, du sucre, de l'azotate d'ammoniaque et de l'acide tartrique à peu près dans les mêmes proportions, mais en faisant varier la proportion de l'un de ces corps; ces essais préliminaires ne me donnèrent rien et ne servirent qu'à me démontrer que si la composition chimique du champignon se ramène à quelques éléments (comme le carbone, l'oxygène, l'azote, l'hydrogène), il ne suffit pas de lui fournir ces éléments à l'état de sels minéraux ou de composés organiques, il faut encore, ou bien les lui fournir en présence d'un substratum solide sur lequel il puisse développer son mycélium ou bien lui fournir ces aliments sous une autre forme chimique.

Sur un substratum solide, formé de silice gélatineuse imprégnée de ces divers liquides, je n'obtins pas davantage de résultat et je renonçai à ces milieux tout artificiels pour adopter un milieu mixte formé à la façon des milieux Sabouraud, et comprenant :

Eau 500 grammes, peptone (toujours de la même marque) $3^{gr},5$, gélose $7^{gr},5$, sucre $18^{gr},5$.

Un pareil milieu est, grâce à la gélose, solide jusque vers 50° et plus, tandis que la gélatine se liquéfie à une température plus basse; de plus, il n'est pas assez solide pour que le mycélium ne puisse s'étendre à l'intérieur, et quoique sa préparation soit un peu longue, c'est presque toujours ce milieu que j'ai employé, à cause de sa composition chimique qui ne se modifie pas. En tout cas, il est assez facile de varier

la proportion de l'élément sucré, ou même de le remplacer par un autre sucre (tous les autres éléments restant fixes), et d'étudier ainsi l'influence soit du milieu, soit des conditions extérieures, et de comparer les résultats obtenus.

J'ai opéré de diverses façons ; chaque fois que j'ai pu le faire, j'ai fait, heure par heure, mes observations en cellule de Van Tieghem. Quand je ne pouvais pas cultiver en cellule et que l'expérience portait sur une grande surface, j'observais macroscopiquement et je notais au fur et à mesure les indications que me fournissait l'examen attentif du mycélium, soit à l'œil nu, soit à la loupe. De temps en temps, je prélevais en des points différents de la culture, des fragments de mycélium que j'observais ensuite au microscope et que je dessinais à la chambre claire. Je pouvais ainsi me rendre compte de la durée de germination (1), de la croissance plus ou moins rapide du mycélium, de l'apparition, de la forme et des dimensions de l'appareil fructifère, des filaments mycéliens, et comparer ainsi les résultats obtenus dans les diverses circonstances où j'opérais. Mes expériences étaient répétées plusieurs fois dans les mêmes conditions et c'est toujours après en avoir vérifié les résultats que je les notais.

Dans les boîtes de Pétri en milieu gélosé, on peut ensemencer aseptiquement en touchant le point central du substratum avec un fil de platine portant quelques spores. La germination des spores a lieu en général au bout de quelques heures, mais il est évident qu'on n'assiste pas à la germination comme dans une cellule de Van Tieghem ; les premiers stades de la germination passent donc inaperçus, et la croissance du champignon ne devient sensible que lorsque les filaments mycéliens commencent à s'étaler en se ramifiant autour du point ensemencé. A partir de ce moment, le mycélium s'accroît régulièrement, et s'étend sous la forme d'un fin duvet dont on peut suivre la marche progressive vers les bords de la boîte. Tant que ces bords ne sont pas atteints, il se ramifie très peu dans l'air, et les filaments,

(1) Pour abréger, je désigne par les mots « durée de germination », le temps qui s'écoule depuis l'ensemencement jusqu'à l'apparition des premiers filaments qu'on peut observer facilement à la loupe ou même à l'œil nu.

s'ils se dressent à ce moment, sont toujours stériles. Le mycélium apparaît donc comme un fin réseau appliqué contre le substratum et forme autour du point primitivement touché, une tache qui gagne d'heure en heure les bords du récipient. Le cercle ainsi tracé par le champignon est parfaitement marqué et délimité, et rien n'est plus facile que d'en mesurer le diamètre pour se rendre compte de la vitesse d'accroissement du mycélium. Quoi qu'il en soit, l'allure plutôt lente avec laquelle le mycélium s'étend dans une boîte de Pétri semble bien loin des affirmations de certains auteurs qui prétendent que toute une serre peut être envahie par les *Mortierella*, et les plantations compromises dans l'espace de quelques heures. Je prends comme exemple une culture faite dans le but de vérifier une dernière fois des résultats observés précédemment.

Le 27 janvier, j'ensemençais, comme il est dit plus haut, une boîte de Pétri en touchant avec le fil de platine le centre de la partie nutritive. J'obtenais les résultats suivants à la température moyenne de 16°.

Le 28 janvier à 4 heures de l'après-midi, le mycélium apparaissait, autour du point ensemencé, sous la forme d'un fin duvet, arrondi en forme de cercle dont le diamètre était de.....					1 mm.
» 29	—	à 8 h. du soir, la plage mycélienne	s'étendait	sur un diamètre de	1 cm.
» 30	—	8 h. du matin,	»	»	1c,8
	—	8 h. soir,	»	»	2c,0
» 31	—	8 h. matin,	»	»	2c,5
	—	midi,	»	»	2c,8
	—	8 h. soir,	»	»	3c,0
» 1er février	à	8 h. matin,	»	»	3c,5
	—	midi,	»	»	3c,8
	—	8 h. soir,	»	»	4c,2
» 2	—	8 h. matin,	»	»	4c,5
	—	midi,	»	»	5c,0
	—	8 h. soir,	»	»	5c,2
» 3	—	8 h. matin,	»	»	5c,9
	—	midi,	»	»	6c,0
	—	8 h. soir,	»	»	6c,5
» 4	—	8 h. matin,	»	»	6c,9

A midi, les bords de la boîte de Pétri étaient atteints et le mycélium commençait alors à se développer franchement en hauteur, d'abord sur les bords où les parois de la boîte semblaient servir de supports aux filaments qui allaient y

adhérer; puis le développement gagnait de proche en proche le centre de la culture, et bientôt toutes les parties du substratum étaient couvertes par le mycélium formant une sorte de gazon d'une blancheur éclatante. Tant que le mycélium n'avait pas atteint les bords de la boîte et ne s'élevait pas dans l'air, les filaments restaient stériles et les fructifications y étaient peu abondantes; mais lorsque les filaments commençaient à se dresser avec abondance, les chlamydospores d'abord, puis les sporanges et parfois les zygospores faisaient leur apparition et il était aisé de s'en rendre compte par l'examen microscopique.

Ainsi donc, dans une boîte de Pétri, la vitesse d'accroissement du mycélium est assez lente puisqu'il faut au moins neuf jours pour qu'il couvre toute la surface du substratum. On peut représenter cette vitesse en fonction du temps suivant le mode graphique adopté par les physiciens et on a la courbe suivante sur laquelle les temps sont portés en abscisses, et le diamètre mesuré des plages mycéliennes en ordonnées :

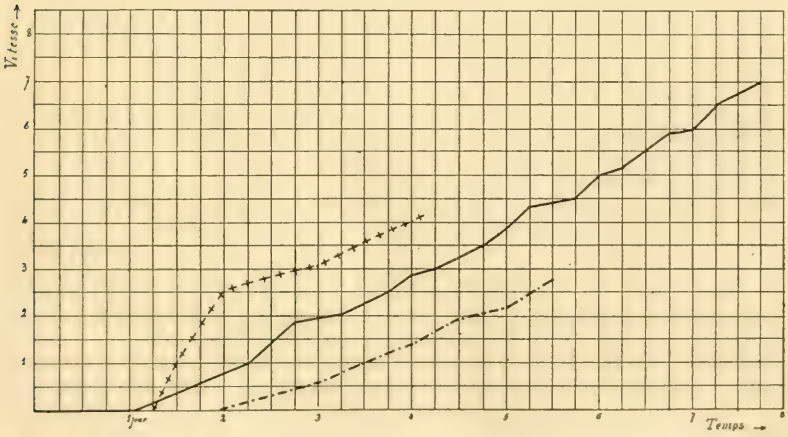


Fig. 40. — Courbes permettant de comparer la vitesse d'accroissement du mycélium dans des cultures sur gélose, faites :

1° En boîte de Pétri ————————
2° En tubes de Roux —·—·—·—·—
3° En ballons Pasteur +++++++

On peut voir, d'après l'allure générale de cette courbe, que le développement, lent d'abord pendant les deux premiers jours, prend ensuite une allure très régulière, et que l'alternance du

jour et de la nuit ne semble pas avoir d'effet bien marqué sur l'accroissement du mycélium.

Dans un tube de Roux de 2 centimètres de diamètre, et où le substratum s'étendait à partir du point touché sur une longueur de 4 centimètres, j'observais les faits suivants :

Le tube était ensemencé par contact le 10 janvier à dix heures du soir ; quarante-huit heures après, j'observais l'apparition macroscopique des premiers filaments mycéliens ; soixante-douze heures après, ils s'étendaient sur un diamètre de 6 millimètres ; le lendemain ils occupaient une surface de 12 millimètres de diamètre.

Dans un ballon Pasteur, les premiers filaments mycéliens apparaissaient à peu près dans le même temps que dans une boîte de Pétri, environ trente-six heures après l'ensemencement ; puis ils s'étalaient à la surface du milieu et je notais les chiffres suivants :

Le milieu était ensemencé le 9 janvier à 8 heures du soir :
Les filaments apparaissaient le 11 à 8 heures du matin, formant une plage très peu étendue.

Le 11 à 8 h. soir, le mycélium s'étendait sur une plage de...	1 centim.
» 12 à 8 h. matin, » »	2c,5
» 13 à 8 h. soir, le mycélium commençait à se développer dans l'air et présentait une plage de.....	3 centim.
» 14 à 10 h. soir, » »	4 —

Le ballon n'étant pas plus large de diamètre, la culture s'élevait rapidement dans l'air et les fructifications se développaient partout abondamment.

Si la durée de germination est sensiblement la même, on voit donc, à la seule inspection des courbes précédentes, que la forme du récipient dans lequel se fera la culture ne sera pas à négliger et que les résultats, pour être comparables, devront provenir d'observations faites dans les mêmes appareils. Si, dans le ballon Pasteur, la croissance est plus rapide dès le début, on peut, sans crainte de se tromper, attribuer ce fait au volume plus grand de l'air qui surmonte le substratum.

Influence de la température.

L'influence de la température a été étudiée par quelques auteurs, Klebs, Siebenmann, Bachmann, Elfving, etc. Pour Siebenmann [27] qui a étudié *Eurotium repens*, *Aspergillus flavus*,

Aspergillus niger (Sterigmatocystis nigra), *Aspergillus fumigatus*, etc., la température pour laquelle la croissance du champignon paraît se faire dans les conditions les meilleures, est 10 à 15° C. pour l'*Eurotium repens* qui meurt vers 25°. D'après Elfving [27 *bis*], l'optimum de température est de 20 à 25° pour l'*Eurotium herbarium*. De même J. Olsen, qui considère *Eurotium repens* comme une variété de *Eurotium herbarium*, prétend que, au delà de 30°, ce champignon ne se développe plus.

Klebs, qui a étudié à ce point de vue *Eurotium repens*, *Mucor racemosus* et *Sporodinia grandis*, prétend que l'espèce étudiée par lui se comporte autrement que ne l'indique Siebenmann. Il donne comme minimum une température voisine de 7°, comme température optima 27-29° et comme température maxima 37-38°. Cependant il indique qu'il n'a pas poussé l'étude au delà de cette dernière température, de telle sorte que nous sommes indécis sur la température maxima à laquelle peut croître *Eurotium repens* [23].

Bachmann, qui a étudié à ce sujet *Thamnidium elegans* et *Mortierella Van Tieghemi*, donne comme températures minima, optima et maxima, 0°,27° et 31° pour le premier; et 15° (opt.), 20° (max.) pour le *Mortierella Van Tieghemi* pour lequel il n'a pas recherché le minimum [28] [44].

On voit, d'après ce qui précède, que pour des espèces semblables, sinon identiques, les auteurs ne sont pas d'accord, ou que les résultats qu'ils donnent dépendent de la variété étudiée. J'ai donc été naturellement amené à diriger mes recherches dans le même sens en ce qui concerne *Mortierella polycephala*. J'ai pu étudier l'action des températures les plus basses et j'ai été à même de constater que ce facteur, s'il n'est pas prépondérant, intervient pour beaucoup dans la germination, la croissance et la fructification du champignon.

J'ai recherché si des spores de *Mortierella polycephala* pouvaient germer à la température de l'air liquide, et si elles gardaient leur faculté de germination. Je plongeais à cet effet des tubes de gélose et de carottes préalablement ensemencés, dans un ballon de Dewar à air liquide. On sait que ces ballons, à double enveloppe argentée intérieurement et entre lesquels on a fait le vide, peuvent conserver l'air liquide pendant cinq

à six jours, si la température extérieure ne dépasse pas une quinzaine de degrés C., pendant plus longtemps, si la température extérieure est plus basse. J'ai conservé à plusieurs reprises un de ces ballons pendant huit jours, les tubes de culture plongeant à l'intérieur de l'air liquide, c'est-à-dire soumis à une température d'environ 180° au-dessous de zéro. Naturellement, comme on pouvait s'y attendre, aucune germination ne s'est produite pendant ce temps, mais il est intéressant de constater qu'après un pareil traitement les spores et les chlamydospores ont pu germer, un peu lentement, il est vrai, et donner un mycélium tout aussi riche et tout aussi abondant que dans les conditions ordinaires. J'ai constaté la présence des premiers filaments mycéliens au bout de huit jours seulement. C'est dire que si ce froid considérable n'a pas tué les spores, il a eu au moins pour résultat d'en retarder considérablement la germination lorsqu'elles ont été replacées dans les conditions ordinaires.

J'ai étudié de même l'action de la température obtenue par un mélange réfrigérant (sel marin et glace) qui abaisse la température à — 12°. Tant que cette température a été maintenue aussi basse, aucune germination ne s'est produite, mais lorsque les tubes ont été replacés dans les conditions ordinaires, la germination s'est produite, avec un retard moindre que précédemment. Elle a eu lieu en général au bout de cinq à six jours.

J'ai obtenu des résultats identiques avec des cultures soumises à la température moyenne de — 4° ; pendant les derniers jours de décembre 1907, où la température extérieure s'est maintenue pendant près d'une semaine au-dessous de 0° et a oscillé entre 0° et — 7 ou — 8°, les tubes ensemencés et exposés au dehors n'ont pas germé, pas plus que des cultures que j'ai maintenues à la température constante de la glace fondante pendant plus de quinze jours. Dans tous les cas précédents, après avoir constaté l'insuccès de la germination, j'ai placé ces tubes dans mon laboratoire à la température de 15° C. L'effet général et régulier de ces basses températures est, d'abord d'empêcher la germination, tant que les cultures y sont exposées, puis de retarder la germination quand elles sont replacées dans les conditions ordinaires; le retard est d'autant plus

grand que la température à laquelle elles ont été soumises a été plus basse et que son action s'est fait sentir plus longtemps.

Les cultures ainsi traitées donnent, après quelque temps, un mycélium assez abondant, dont le protoplasma dégénère très rapidement en gouttelettes d'huile, en même temps que les tubes mycéliens présentent de place en place des cloisons. Les fructifications sont réduites à des chlamydospores échinulées assez abondantes, avec grosses masses huileuses réfringentes ; elles sont de dimensions très variables, portées à l'extrémité de courts pédoncules ; on trouve quelques chlamydospores mycéliennes. On ne voit pas de sporanges, même au bout d'un mois ; il semble que si la germination n'a pas été empêchée par l'abaissement de la température, la circulation protoplasmique n'a pas été assez active ou du moins s'est trop vite ralentie pour que ces organes puissent se produire. Le champignon devient « vieux » de bonne heure. Le diamètre des chlamydospores échinulées peut varier depuis 7 à 8 μ jusqu'à 20-22 μ ; les filaments mycéliens ont un diamètre qui varie entre 2 et 3 μ. D'une façon générale, les tubes mycéliens sont peut-être plus gros et les chlamydospores plus petites que lorsque le champignon pousse à la température ordinaire.

J'employais, pour étudier l'action de températures plus élevées, une étuve à manchon d'eau chauffée au gaz d'éclairage et réglable à volonté. J'examinais les cultures plusieurs fois par jour et je notais le moment où apparaissait le mycélium, sa vitesse d'accroissement, enfin j'examinais régulièrement au microscope l'apparition des fructifications.

Voici, par exemple, pour ces températures supérieures à 0°, les résultats obtenus dans une de mes dernières séries d'expériences.

Des spores et des chlamydospores ont été ensemencées dans une demi-douzaine de tubes à gélose, à la température moyenne de 4° C., le 23 janvier 1907 à dix heures du soir, et examinées régulièrement plusieurs fois par jour. Le 24, on n'a rien observé ; le 25, rien encore ; le 26, à minuit, on a commencé à apercevoir à la loupe les premiers filaments mycéliens, indice macroscopique du début de la germination, que l'on pouvait suivre dès lors à l'œil nu. Le 27 au soir cette petite plage mycé-

lienne n'avait qu'un centimètre et demi de diamètre et l'accroissement était si lent que le 31 janvier, c'est-à-dire huit jours après l'ensemencement, le mycélium rampant, peu dressé, couvrait à peine une surface de 1 centimètre de diamètre. Le 2 février, c'est-à-dire dix jours après l'ensemencement, la surface couverte avait $1^{cm},5$ de diamètre. Si l'on compare cette vitesse d'accroissement à celle d'une culture faite à 20°, on voit qu'elle est environ trois fois plus faible.

Au microcospe, on voyait un mycélium à filaments très fins, à protoplasma granuleux dans les parties jeunes, trabéculaires, dans les parties âgées, avec nombreuses gouttelettes huileuses. Les fructifications étaient très peu abondantes au bout de dix jours ; c'étaient des chlamydospores échinulées, portées à l'extrémité de filaments de 1 ou 2 μ de diamètre, quelquefois très longuement pédicellées et dont le diamètre variait de 17 à 20 μ, quelquefois plus. On y trouvait des chlamydospores mycéliennes, sessiles, pas encore de sporanges ni d'œufs.

J'ai donné plus haut l'allure générale du développement du *Mortierella polycephala* à la température de 15° C. (fig. 40).

A la température de 22°, la germination se fait un peu plus rapidement : des tubes de gélose étaient ensemencés le 3 janvier à midi, et montraient déjà un commencement de mycélium, vingt-huit heures après ; un jour plus tard, le mycélium présentait une surface large de 1 cm. ; deux jours après, il s'étendait sur une surface de 4 cm. ; au bout de sept jours, la plage mycélienne était de $6^{cm},5$. On trouvait alors comme fructification des chlamydospores échinulées de 16 à 17 μ de diamètre ; les filaments avaient un diamètre de 2 μ environ.

A la température de 25°, les spores germaient au bout de seize heures.

A la température de 27° les spores et les chlamydospores germaient au bout de douze heures exactement.

Étant données les conditions identiques du milieu dans lesquelles elles ont toujours été placées, c'est le temps minimum que j'ai observé pour la germination des spores de *Mortierella polycephala* en milieu gélosé ; et c'est certainement cette température de 27° C. qui est l'optimum pour la germination de ce champignon. Les tubes mycéliens ont un diamètre de 1 à 2 μ ;

les chlamydospores ont les dimensions ordinaires, environ 20 μ. Ce qu'il y a de remarquable dans la croissance du champignon à cette température, c'est que très rapidement, au bout de cinq à six jours, les filaments mycéliens très développés s'étendent dans tout le tube et continuent malgré cela à s'accroître, se serrant de plus en plus les uns contre les autres au point de former une sorte de feutrage assez résistant que le fil de platine a de la peine à pénétrer. Au bout de quinze jours, les seules fructifications que l'on rencontre sont des chlamydospores échinulées; il n'y a pas encore trace de sporanges. Il est probable que l'énorme développement du mycélium est une condition très défavorable pour leur formation ; il entraîne en effet une diminution considérable de l'espace dans lequel les filaments sporangifères pouvaient se dresser et, par suite, leur suppression.

A la température de 32°, les spores germent encore mais seulement au bout de dix jours, et le mycélium est très misérable.

A partir de cette température, les conditions sont mauvaises pour la germination. Elles sont d'autant plus mauvaises que la température s'élève. Les spores soumises à la température de 38° ne germent pas à l'étuve; elles gardent encore leur faculté de germination, mais germent au bout de cinq jours. A 45° et à des températures supérieures, les spores de *Mortierella polycephala* sont tuées.

Dans les essais de culture à ces températures, les semis étaient maintenus plusieurs jours et même plusieurs semaines à l'étuve. Je les y maintenais d'autant plus longtemps que la température était plus élevée ; non seulement les spores ne germaient pas, mais les cultures ne réussissaient pas mieux lorsqu'après ce traitement, mes tubes étaient placés de nouveau dans les conditions ordinaires.

Il est donc évident pour moi que les spores sont tuées à partir de la température de 40°.

Le tableau suivant résume les indications précédentes.

TEMPÉRATURE	DURÉE de germination.	MYCÉLIUM	FRUCTIFICATIONS
Au-dessous de 0°.	Pas de germinat.	»	»
0°	Id.	»	»
4°	3 jours.	Peu abondant.	Chlamyd. échinul.
10°	Id.	Id.	Id.
15°	2 jours.	Normal.	Chlamyd. échinulées et lisses, sporanges, œufs.
22°	1 jour 6 heures.	Id.	
27°	12 heures.	Très abondant, très serré.	Chlamydospores.
30°	4 jours.	Id.	Id.
38°	Ne germe pas.	»	»
45°	Id.	»	»
50°	Id.	»	»

On peut représenter graphiquement ces résultats en prenant comme axe des abscisses la température et comme axe des ordonnées la durée de la germination.

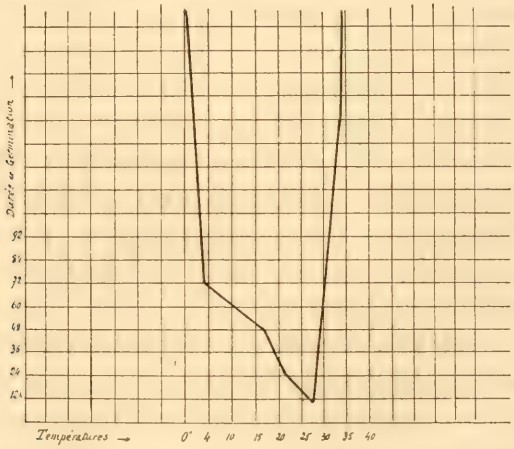


Fig. 41. — Courbe indiquant la durée de la germination en fonction de la température.

En rapprochant dans un tableau comparatif ces résultats de ceux obtenus pour d'autres Mucorinées, on voit qu'il serait bien téméraire d'en tirer une conséquence générale, dans l'état actuel de nos connaissances, sur la physiologie des champignons. Tout ce qu'on peut en déduire, c'est que les conditions minima, maxima et optima de température sont variables pour chaque espèce. Pour le *Mortierella polycephala*, les sporanges se forment bien entre 10 et 25° avec un optimum vers 17°. Les

ESPÈCES	OPTIMUM 0° C.	MINIMUM	MAXIMUM	AUTEURS
Mucor racemosus.....	20-25	4	32-33	Klebs.
Sporodinia grandis ...	21-24	1-2	29-30	»
Thamnidium elegans.	27	0	31	Bachmann.
Mortierella Van Tiegh.	15	?	20	»
— polycephala.	17	4	27	J. Dauphin.

chlamydospores se forment bien dans les limites où le mycélium lui-même peut se développer, c'est-à-dire entre 3-4° et 28-29°.

Les zygospores se forment bien entre 15-22° C.

Il résulte de ce qui précède que les sporanges ne se forment qu'entre 15° et 25 à 30°. Faut-il admettre que cela est dû, comme le dit M. Van Tieghem, « à ce que les branches rampantes du mycélium n'étant ni trop serrées, ni trop enchevêtrées, peuvent respirer à l'aise et trouver dans l'atmosphère qui les entoure une quantité suffisante d'oxygène à consommer; ou bien à une insuffisance de nutrition, soit que le milieu se trouve lui-même peu nutritif, soit que les tubes s'y pressent et s'y enchevêtrent en trop grand nombre » [6] (p. 98)? Les stylospores se développent, d'après le même auteur, lorsque le mycélium, très largement nourri et très vigoureux, forme une trame épaisse où l'activité respiratoire diminue bientôt la proportion d'oxygène contenue dans l'atmosphère confinée où végète la plante.

Faut-il, comme Klebs l'indique pour le *Mucor racemosus* et le *Sporodinia grandis* [23] [24], attribuer seulement une faible importance à l'action de l'oxygène, ou ne pas lui en attribuer du tout et considérer que cette formation est due plutôt à l'état hygrométrique de l'air? Le *Sporodinia grandis* forme des zygotes lorsque l'humidité est 95 à 100 p. 100; quand l'état hygrométrique varie de 45 à 80 p. 100, il donne des sporanges; de 80 à 95 p. 100, il forme à la fois les deux espèces de fructifications et l'auteur conclut qu'un ralentissement de la transpiration produit des zygotes, que l'accélération du même phénomène produit des tubes sporangifères. Un autre facteur considéré par Klebs est l'insuffisance de nourriture. Une nutrition peu abondante conduit au même but que la transpiration, si elle n'agit pas d'une manière aussi active : mais l'auteur con-

sidère comme tout à fait secondaire l'action de l'oxygène.

N'est-il pas logique cependant d'admettre que l'oxygène étant un aliment pour le champignon comme pour les autres végétaux, l'absence d'oxygène peut être considérée comme un manque de nourriture. C'est ce que M. Van Tieghem laisse entendre quand il parle de l'insuffisance d'oxygène. Ces deux expressions doivent aller ensemble si l'on admet que l'oxygène est un aliment indispensable pour le champignon. C'est la conclusion que je tire de mes différentes expériences sur le *Mortierella polycephala*. Ni la diminution de la transpiration, ni le ralentissement de la respiration du *Mortierella polycephala* ne sont un facteur essentiel de la formation des tubes sporangifères.

Je les ai vus se former le plus souvent quand il y avait manifestement insuffisance de nourriture, par exemple dans des milieux ne contenant que de l'eau et de la gélose, et cela presque à l'exclusion des autres formes fructifères. Mais je les ai vus se former en grande quantité en même temps que les chlamydospores aériennes, dans des milieux très nutritifs et dans des cas où l'on ne pouvait invoquer ni l'insuffisance de nourriture, ni l'accélération de la transpiration.

Il est fort probable, que ces causes extérieures doivent agir sur les phénomènes intracellulaires. Ils modifient l'activité du protoplasma, et les actions chimiques encore mal connues, qui se produisent dans son intérieur, doivent apporter des changements considérables dans sa circulation et dans la pression osmotique : c'est là seulement qu'il faut aller chercher les raisons déterminantes de la formation des sporanges et des stylospores, ainsi que de toutes les formes fructifères. Tout ce qui, d'une façon ou d'une autre, pourra modifier la vie intérieure protoplasmique, amènera nécessairement des modifications dans l'appareil fructifère.

Influence de la lumière.

Les auteurs (1) qui ont étudié la biologie des champignons accordent en général une très faible importance à l'action de la lumière. C'est pourquoi dans la bibliographie on ne trouve relativement que peu d'ouvrages traitant de la question. Selon

(1) De Bary [4], Brefeld [8], Klein [3], Sorokine [38], Efving [27 bis], Lendner [25], etc.

les auteurs on peut admettre que la lumière peut ou ne peut pas avoir d'action sur le développement des spores. En règle générale, on admet que la lumière agit pour modifier la longueur des filaments fructifères [25] (p. 7).

Les influences varient suivant les genres, et les auteurs étudiant la même espèce indiquent parfois des résultats différents. Cela tient probablement à ce que les auteurs, ou bien n'ont pas fait de cultures pures, ou bien n'ont pas étudié toujours les mêmes espèces, ou bien n'ont pas attribué d'importance à la nature du milieu nutritif.

Comme les auteurs cités, j'ai étudié l'action de la lumière sur le *Mortierella polycephala*, mais j'ai pu pousser plus loin l'étude des diverses radiations en examinant l'influence que pouvaient avoir sur le champignon des radiations de diverses natures, telles que les radiations de faibles longueurs d'onde, les radiations X, les radiations émises par les corps radioactifs.

Alfred Lendner, dans son travail sur les « *Influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des champignons* », dit que, sur les champignons à conidies, il peut « y avoir deux manières d'être » [25] (p. 61) :

1° En cultivant tous ces champignons (*Mucor flavidus*, *Rhizopus nigricans*, *Mucor racemosus*, *Mucor Mucedo*, *Thamnidium elegans*, *Pilobolus*, etc., etc.) derrière les différents verres colorés ou derrière les solutions, sans les éclairer pendant la nuit, o les voit former partout des conidies au bout du même nombre de jours. Les actions du jour et de la nuit se contrecarrent.

2° En lumière continue, l'influence varie suivant les espèces. L'obscurité semble aussi défavorable qu'une trop vive lumière. Ceci a lieu par exemple pour *Sterigmatocystis nigra* et *Botrytis cinerea*. Pour d'autres, tels que *Amblyosporium*, ces différences de conditions lumineuses n'influent en rien sur le développement.

J'ai expérimenté sur le *Mortierella polycephala* pour rechercher l'action des différentes radiations ; j'ai employé la méthode des écrans absorbants. Dans une cuve de verre, de 5 centimètres d'épaisseur, à bords parallèles, j'ai placé la solution absorbante après l'avoir examinée au spectroscope.

J'ai tout d'abord essayé de dégager l'influence que peut avoir sur la croissance du champignon l'alternance d'éclairement qui

provient de la succession du jour et de la nuit, et pour cela j'ai commencé par cultiver le *Mortierella polycephala* à l'obscurité complète.

On peut dire d'une façon générale, que dans ces conditions d'absence complète de lumière, la germination se fait plus tardive ; la croissance est moins active que dans les conditions ordinaires.

Dans les tubes de Roux, j'ai noté la marche de la croissance en marquant jour par jour le diamètre de la plage que présente le mycélium à la surface du milieu nutritif.

L'ensemencement étant fait dans les conditions ordinaires, à la température de 17° C., le champignon germe au bout de deux jours et demi. Le mycélium se développe lentement, d'abord sous forme de filaments rampants à la surface du milieu nutritif.

Il présente, trois jours après l'ensemencement, un diamètre de 2 millimètres; le quatrième jour le diamètre est à peine de 4 millimètres ; le cinquième jour le développement prend une allure un peu plus rapide : à huit heures du soir, le mycélium présente un diamètre de 1 centimètre ; vingt-quatre heures après il s'étend jusqu'à 1^{cm},6 ; à partir de ce moment il gagne les bords du tube et commence à dresser ses filaments en hauteur contre la paroi de verre. Au bout de quinze jours, le mycélium est très peu développé ; les filaments sont clairsemés, assez rares ; au microscope, on voit les fructifications, qui sont des stylospores très nombreuses, et des sporanges encore en petit nombre.

Dans une boîte de Pétri, le développement semble se faire plus facilement que dans les tubes de Roux. Le substratum est toujours constitué par la gélose peptonisée sucrée. Le développement a lieu à la température de 17°. Dans une dernière série d'expériences, j'ai obtenu les résultats suivants :

La culture est ensemencée le 4 décembre à sept heures du soir. La germination se fait et les filaments se montrent macroscopiquement le 7 au matin. A partir de ce moment, elle est observée régulièrement et je note :

				Diamètre.
7	décembre à	8 h. du soir, le mycél. s'étend sur une surface de...		1^{c},0
8	—	8 h.	»	1^{c},9
9	—	8 h.	»	2^{c},8
10	—	8 h.	»	4^{c},2
11	—	8 h.	»	5^{c},3
12	—	8 h.	»	6^{c},5

A partir de ce moment, les filaments se dressent déjà au-dessus du substratum ; les fructifications sont abondantes,

les stylospores se montrent très nombreuses; les sporanges commencent à se développer; quelques jours après, les filaments remplissent complètement la boîte de Pétri.

Donc, le développement à l'obscurité complète n'est en somme que retardé par l'absence de lumière; il n'est influencé qu'au moment de la germination. Dans la suite du développement, il ne semble nullement gêné par le manque de lumière.

Cependant le mycélium est un peu plus réduit qu'à l'ordinaire et je n'ai pas observé la formation de zygospores.

Lumière continue.

J'ai observé le développement de *Mortierella polycephala* en lumière continue.

Les tubes de cultures sont éclairés par une bonne lampe à pétrole; quelques-uns sont placés à une distance de 50 centimètres, les autres sont éclairés par la même source dont les rayons sont concentrés par une forte lentille dans la chambre obscure où ils sont placés à une distance de $1^{m},50$. La température est observée et se maintient constante pendant toute la durée des expériences; à 50 centimètres, elle est de 22°; à $1^{m},50$, elle est de 17°. J'ai noté les faits suivants :

Le 18 octobre 1907, les cultures sont ensemencées dans la soirée et placées à 22° près de la lampe;

» 19 — les premiers filaments mycéliens s'observent macroscopiquement;

» 20 — le mycélium s'étend sur une surface d'un diamètre de. $1^{c},9$

» 21 — à 8 h. du matin ..... $2^{c},3$

— midi ..... $2^{c},5$

— 10 h. soir ..... $3^{c},1$

» 22 — à 8 h. matin ..... $3^{c},7$

— midi ..... $3^{c},7$

— 10 h. soir ..... $4^{c},6$

Les filaments commencent à se dresser dans la partie inférieure du tube, vers le fond; ils sont encore stériles.

» 23 — à 8 h. du matin, la plage mycélienne s'étend sur ..... $4^{c},8$

— 4 h. soir ..... $5^{c},1$

L'examen microscopique montre quelques rares chlamydospores aériennes, lisses; elles n'ont pas encore d'exospore échinulée.

— 10 h. soir, le diamètre mycélien est de ..... $5^{c},3$

» 24 — à 8 h. du matin il est de ..... $5^{c},6$

— 8 h. du soir ..... $5^{c},8$

Le mycélium atteint le fond du tube, il se développe un peu en hauteur. Au microscope, on voit des chlamydospores échinulées et d'autres en voie de formation, de différents diamètres; elles sont peu nombreuses relativement à celles qu'on trouve au même moment dans les cultures témoins. On ne voit pas de sporanges.

Le 25 octobre 1907, le mycélium s'est à peine accru en hauteur ; les filaments sont très serrés les uns contre les autres ; les chlamydospores échinulées sont encore peu abondantes; il n'y a pas de sporanges.
» 26 — la culture est restée stationnaire.
» 27 — le mycélium est encore peu développé en hauteur ; les filaments sont abondants, mais très courts, serrés les uns contre les autres en une sorte de feutrage épais.
» 27 — les fructifications sont représentées par des chlamydospores échinulées et lisses. Il n'y a pas de sporanges.

Dans les tubes qui sont à $1^{m},50$ de la lampe, la germination a été un peu plus lente ; les tubes ensemencés comme les précédents, le 18 octobre à 10 heures du soir, ont germé le 20 au matin.

Le 20 à 10 h. du soir la plage mycélienne s'étendait sur une longueur de $1^{c},0$
» 21 à 8 h. du matin..... $1^{c},2$
— midi..... $1^{c},5$
— 10 h. soir..... $1^{c},9$
» 22 à 8 h. matin..... $2^{c},3$
— midi..... $2^{c},4$
— 8 h. soir..... $2^{c},8$
» 23 à 8 h. matin les filaments commençaient à se dresser et s'étendaient sur une longueur de..... $3^{c},4$
— 4 h..... $3^{c},7$
L'examen microscopique montrait quelques rares chlamydospores échinulées et *quelques sporanges*.
— 10 h. soir, la plage mycélienne était de..... $4^{c},2$
» 24 à 8 h. matin..... $4^{c},7$
— 8 h. soir..... $5^{c},4$
Les sporanges se développaient et mûrissaient; il y avait peu de chlamydospores échinulées ;
» 25 le mycélium atteignait le fond du tube ; il se développait en hauteur, et ici encore, on pouvait voir nettement les filaments dirigés vers la lumière. Ils se développaient rapidement ;
» 27 ils remplissaient le tube, s'appuyant contre la paroi de verre opposée au substratum; la croissance se faisait normalement : on trouvait dans les cultures des chlamydospores échinulées et lisses, des sporanges et des œufs comme à l'ordinaire.

J'ai refait d'autres expériences, mais cette fois en employant la lumière électrique fournie par une lampe à incandescence de 32 bougies, placée à 20 centimètres des tubes de culture, et fonctionnant nuit et jour dans un cabinet noir. D'autres tubes étaient placés à 1 mètre et d'autres à 3 mètres de la même lampe; la température était de 20° près de la source lumineuse.

Les cultures ensemencées le 23 janvier germent au bout de vingt-quatre heures.

Le 25 janvier, les filaments rampant à la surface du milieu nutritif s'étendent sur une surface de 1 centimètre de diamètre;
» 26 — la plage mycélienne est de $2^{cm},3$ de diamètre.
Puis le développement est un peu plus rapide :
» 27 — les filaments occupent une surface de 5 centimètres de diamètre;
» 28 — ils occupent tout le tube, soit une longueur de 5 centimètres et demi sur le substratum ; en même temps ils commencent à se dresser;
» 30 — tout le tube est envahi par un mycélium abondant, mais formé de filaments assez espacés, à l'aspect laineux. Au microscope on voit des filaments irréguliers, remplis de gouttelettes huileuses, presque stériles. Les fructifications, en petit nombre, sont réduites à quelques chlamydospores lisses et échinulées ; il n'y a pas de sporanges.

Les filaments observés quelques jours après ne présentent pas plus de fructifications ; ils sont presque stériles, peu abondants, dressés vers la lumière ; il n'y a que des chlamydospores, pas de sporanges ni d'œufs.

Les cultures placées plus loin ont donné des fructifications normales ; la germination s'est faite un peu plus lentement, mais j'y ai observé des chlamydospores, des sporanges et des œufs.

La courbe suivante résume graphiquement les faits qui précèdent, en ce qui concerne la durée de la germination et l'accroissement du mycélium.

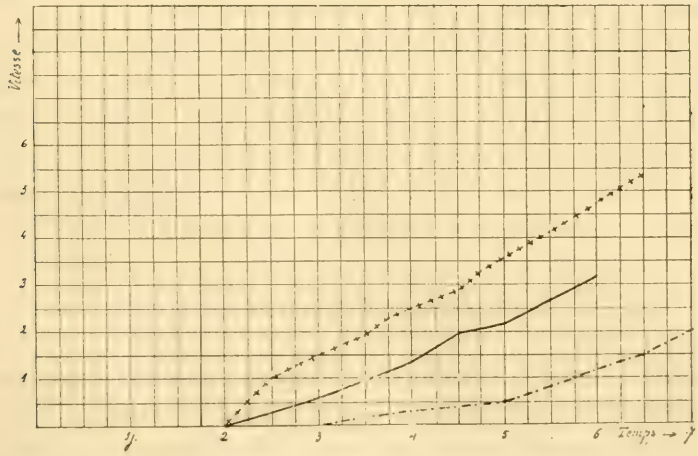


Fig. 42. — Courbes montrant la vitesse d'accroissement du mycélium :
1° En lumière alternée (————)
2° A l'obscurité complète (—.—.—.)
3° En lumière continue (+++++)

On peut donc conclure des faits observés et de la comparaison de ces courbes d'accroissement, que :

1° *Le* Mortierella polycephala *est sensible à l'action de la lumière.*

En prenant, comme terme de comparaison, le développement en lumière alternée ordinaire (jour et nuit), on peut dire que :

2° *Le* Mortierella polycephala *germe plus lentement à l'obscurité, qu'il s'y accroît moins vite, mais que les fructifications ne sont pas modifiées ; il produit d'abord des stylospores, puis des sporanges;*

3° *Le développement à la lumière continue se fait plus vite ; le champignon donne moins de fructifications que dans les conditions ordinaires ; les filaments sont presque stériles, ils ne donnent que des chlamydospores.*

4° En ce qui concerne le développement à la lumière continue, la *germination est d'autant plus rapide que l'intensité de lumière est plus grande ;* il semble donc que la germination et l'accroissement sont d'autant plus rapides que l'éclairement devient plus fort ; en revanche, les conditions sont alors moins favorables pour le développement de l'appareil fructifère, qui est moins abondant et formé surtout par des stylospores, tandis qu'un éclairement continu plus faible favorise l'apparition des sporanges et des œufs.

5° En ce qui concerne les dimensions des filaments et des appareils fructifères, on peut dire que sous ce rapport le *champignon est indifférent* ; je n'ai pas constaté de différences appréciables entre les chlamydospores, les sporanges et les spores formés soit à l'obscurité, soit à la lumière continue, soit dans les conditions ordinaires.

Action des radiations diverses.

Lendner, dans son étude sur le développement des champignons [25], dit que toutes les Mucorinées étudiées (*Mucor Mucedo*, *Thamnidium elegans*, etc.), développent partout des sporanges sur des milieux solides. Une différence ne se fait sentir que dans la longueur des filaments sporangifères, qui peuvent être du double plus longs dans l'obscurité, la lumière rouge et la lumière jaune. Les sporanges sont très souvent portés sur des pieds ramifiés.

Pour étudier l'action des diverses radiations sur le développement du *Mortierella polycephala*, j'opérais de la façon suivante. Je plaçais les tubes de culture ensemencés dans une chambre noire fabriquée dans ce but et présentant une fenêtre de 14 centimètres de large sur 17 centimètres de long. La chambre elle-même avait les dimensions suivantes : 25 centimètres de hauteur, 15 centimètres de profondeur, 20 centimètres de largeur. Elle était hermétiquement fermée, mais son volume était assez grand pour que dans les diverses expériences, les séries de 4 ou 6 tubes que j'examinais trouvassent dans l'atmosphère de cette chambre la quantité d'air qui leur était nécessaire; du reste, je l'ouvrais régulièrement pour mes observations macroscopiques et microscopiques et l'air se trouvait, par cela même, suffisamment renouvelé dans cette enceinte complètement fermée. La fenêtre était munie intérieurement d'une glissoire dans laquelle on pouvait placer une cuve rectangulaire de 3 centimètres d'épaisseur remplie de la solution absorbante.

Les cultures étaient faites toujours en série double : l'une des séries était soumise à l'action des radiations différentes, l'autre se développait à l'air libre dans les conditions ordinaires. Le milieu employé était toujours la gélose peptonisée glucosée et la température moyenne 17°.

Mes premières expériences ont été faites avec l'eau comme écran absorbant.

On sait que l'eau arrête les radiations infra-rouges et ultra-violettes; beaucoup de matières colorantes se dissolvent dans l'eau et sont employées à l'état de solutions aqueuses comme écrans absorbants. Il était intéressant de voir comment se comportait le *Mortierella polycephala* derrière un écran constitué uniquement par l'eau.

Deux jours après l'ensemencement, on peut observer le mycélium à son début; le développement est le même qu'à la lumière diffuse. Cinq jours après, les filaments commencent à se dresser et à se tourner vers la lumière. Ils ne portent pas encore de fructifications, mais se montrent héliotropiques positivement. Les filaments ont une direction sensiblement horizontale, ils se montrent tous parallèles entre eux comme

un gazon à son début. Si l'on déplace les tubes de culture de façon que les filaments soient tournés vers la paroi obscure de la chambre, on observe, deux ou trois heures après, qu'ils se sont recourbés et dirigés de nouveau vers la lumière.

Les fructifications sont les mêmes que dans les conditions ordinaires.

Action des radiations rouges et infra-rouges.

Comme écran absorbant j'ai employé une solution d'iode dans le sulfure de carbone ; la solution examinée au spectroscope ne laissait passer que l'infra-rouge et le rouge avec un peu d'orangé ; elle absorbait toutes les autres radiations, même les radiations ultra-violettes.

Deux séries de culture étaient préparées, les unes que je soumettais à l'action de la lumière diffuse modifiée par l'écran, la fenêtre de la chambre obscure étant tournée vers l'extérieur ; les autres que je soumettais à l'action de la lumière ordinaire.

Dans les cultures témoins, le champignon, ensemencé le 19 novembre 1907, a germé très rapidement (au bout de quarante heures), et on a pu, à partir de ce moment, observer à la loupe ou à l'œil nu les phases du développement qui s'est fait régulièrement.

Dans les tubes de culture soumis à l'expérience, il n'en était pas de même. Le 23 on n'observait rien ; au bout de quatre jours, les premiers filaments apparaissaient ; le 25, le mycélium s'étendait sur une surface de 4 millimètres de diamètre ; le 26, la plage mycélienne, s'étendait sur une surface de $1^{cm},2$ et les filaments commençaient à se dresser contre les parois du tube. Le développement se faisait alors comme d'habitude et quoique le mycélium fût plus réduit, les fructifications apparaissaient bientôt. C'étaient des stylospores dont le diamètre variait de 15 à 25 et même 30 μ ; et des sporanges renfermant de 18 à 20 spores, de dimensions ordinaires ; la dimension des tubes sporangifères n'avait rien de remarquable.

Il faut donc conclure de là que *les radiations calorifiques à elles seules retardent la germination et que les radiations de plus faible longueur d'onde et en particulier les radiations bleues, violettes et ultra-violettes ont une certaine influence dans la germination* du *Mortierella polycephala*. Sans ces dernières,

la germination se fait plus lentement, comme à l'obscurité.

Il est possible qu'il en soit ainsi, car des cultures faites en lumière modifiée d'autre façon par des absorbants convenables, ne sont que très faiblement influencées.

Action des radiations plus réfrangibles (bleu, violet, ultra-violet).

Lorsque l'écran absorbant est constitué par du sulfate de cuivre ammoniacal qui ne laisse passer que les radiations à partir du bleu, et arrête les radiations calorifiques, en même temps qu'une partie des radiations violettes, on peut remarquer que le *Mortierella polycephala* se développe presque normalement.

Une culture en tube de Roux ensemencée sur gélose le 31 octobre à 9 h. du soir et placée derrière l'écran absorbant m'a donné les résultats suivants :

Le 2 novembre, le soir, le mycélium apparaît.

» 3	—	il s'étend sur une surface de.....	9mm de diam.
» 4	—	à 11 h. du matin.....	1c,4 —
» 4	—	à 7 h. du soir.....	1c,7 —
» 5	—	à 7 h. du soir.....	2c,8 —
		A ce moment les filaments se dressent et ne s'allongent plus vers le fond du tube.	
» 9	—	c'est-à-dire quatre jours après, les filaments remplissent tout le tube ; mais l'examen microscopique montre qu'ils sont encore stériles ; on y voit quelques rares chlamydospores échinulées.	
» 10	—	on peut apercevoir par places des groupes de filaments plus ou moins renflés qui sont le début des sporanges ; il y a encore peu de chlamydospores.	
» 11	—	onze jours après l'ensemencement, on trouve des sporanges comme dans les cultures ordinaires, mais les tubes sporangifères sont plus minces tout en étant aussi allongés ; les sporanges et les spores n'ont rien de particulier.	

Au bout de 20 à 25 jours, les chlamydospores sont très nombreuses et de grosseur très inégale ; on en trouve qui ont 25 à 30 μ de diamètre.

Quand l'écran absorbant est constitué par de l'éosine en solution alcoolique, on ne remarque rien de particulier, les cultures se développent comme à la lumière ordinaire.

Le permanganate de potassium, en solution dans l'eau, absorbe les radiations comprises entre les raies D et F.

Les tubes gélosés ensemencés le 25 janvier à quatre heures et placés derrière une pareille solution, germent deux jours après ; le 27 janvier à quatre heures on voit apparaître les premiers filaments ; le lendemain matin, le mycélium s'étend sur une surface de 1cm,1, le soir sur une étendue de 1cm,8 ; le 29, la plage mycélienne est de 2cm,2 et les filaments commencent à se dresser vers la lumière ; le lendemain leur étendue est de 3cm,5 de diamètre, et le 31 ils

remplissent tout le tube, soit une surface de $4^{cm}1,5$. Mais ils sont déjà à ce moment très développés et le mycélium examiné au microscope, présente les fructifications ordinaires : stylospores, sporanges et œufs.

J'ai employé aussi comme écran absorbant une solution de fluorescéine dans l'eau; examinée au spectroscope, elle ne laissait passer que des radiations rouges et orangées, ainsi qu'une partie de radiations violettes ; mais d'autre part, c'est une substance fluorescente, et par cela même capable d'augmenter la longueur d'onde des radiations qu'elle reçoit elle-même. Il était intéressant de rechercher si elle aurait une action quelconque sur le développement du *Mortierella polycephala*.

Les tubes de culture ont été ensemencés le 15 janvier à 7 h. du soir.
Le 17, c'est-à-dire deux jours après, la germination a eu lieu, puis les jours suivants j'ai noté l'accroissement de la plage mycélienne.

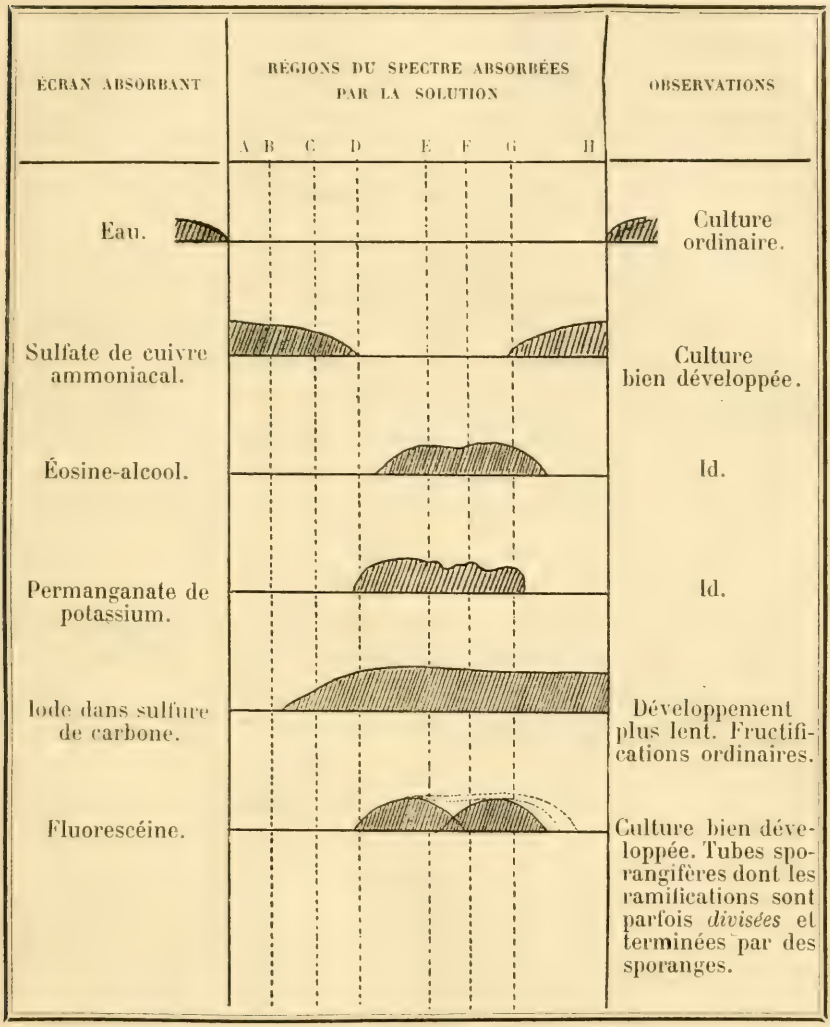
Le 18,	elle avait un diamètre de	.....	$1^{c},2$
» 19,	—	.....	$2^{c},2$
» 20,	—	.....	$3^{c},7$
» 21,	—	.....	$4^{c},8$

A ce moment, tout le substratum était couvert d'un fin duvet et le mycélium commençait à se dresser; deux jours après, l'examen microscopique montrait un mycélium abondant avec des chlamydospores dont quelques-unes étaient sessiles; elles étaient peu nombreuses; les tubes sporangifères commençaient à se former, assez nombreux ; ils se montraient très allongés, peu renflés ; quelques-uns présentaient de petites ramifications bifurquées se terminant chacune par un sporange. J'ai rarement observé cette particularité chez le *Mortierella polycephala*, sauf dans certaines conditions de milieu. Le développement ultérieur ne présente rien de particulier ; le mycélium devient très abondant et les fructifications très nombreuses comme lorsque le champignon se développe à la lumière ordinaire.

J'ai cultivé le champignon dans d'autres conditions d'éclairement, modifié par des écrans différents, mais je n'ai pas observé de particularités très intéressantes.

Le tableau suivant résume les observations précédentes (1) :

(1) Les régions du spectre absorbées sont indiquées par des hachures.



En résumé, on peut donc dire, que le *Mortierella polycephala* se montre en général insensible aux diverses radiations ; si la germination se fait parfois lentement, le champignon fructifie normalement et on ne trouve pas de différences bien tranchées entre ses différentes façons de se comporter. Le début du développement peut être retardé par certaines radiations. Le mycélium peut se développer moins abondamment qu'à la lumière ordinaire, mais, les fructifications sont normales et, sauf dans le cas où l'écran absorbant est la

fluorescéine, présentent les dimensions et les caractères ordinaires.

Le champignon paraît donc plus sensible à l'intensité qu'à la longueur d'onde des radiations lumineuses.

Action des rayons X.

Pour étudier l'action des rayons X sur le développement du *Mortierella polycephala*, j'ai utilisé les cultures en boîte de Pétri, sur milieu gélosé. Les cultures ensemencées étaient soumises immédiatement à l'action des rayons de Rœntgen obtenus à l'aide d'un courant électrique de 3 ampères passant dans une bobine de Ruhmkorff pouvant donner 15 centimètres d'étincelle. Le ballon dans lequel se produisaient les rayons X était placé à 1 centimètre de la boîte de Pétri et l'action s'exerçait dans mes diverses expériences pendant des temps qui variaient de cinq à vingt minutes.

Si l'action des rayons X est peu prolongée, le développement du *Mortierella polycephala* n'est pas influencé ; le champignon germe et se développe normalement. Si l'action se fait sentir pendant cinq minutes, dix minutes et davantage, le développement est ralenti et je suppose que si j'avais pu prolonger l'action pendant plusieurs heures, le développement eût été empêché. Des raisons d'ordre pratique ne m'ont pas permis de poursuivre l'expérience dans ce dernier cas. Voici par exemple les résultats d'expériences faites sur les cultures en boîtes de Pétri ensemencées uniformément avec un peu d'eau distillée contenant des spores.

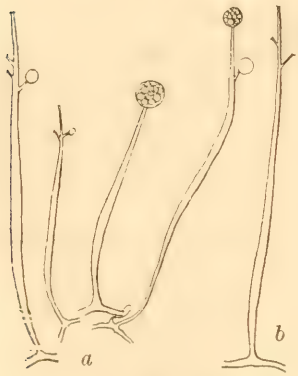


Fig. 43. — Tubes sporangifères développés sur gélose après que les spores ont été soumises à l'action des rayons X : ils sont à peine renflés ; gr. 110.

L'une des boîtes de Pétri a été soumise pendant cinq minutes à l'action des rayons X ; la germination a eu lieu quatre jours après ; le cinquième jour, les filaments mycéliens commençaient à apparaître, mais étaient peu développés ; ils l'étaient davantage sur les bords ; le sixième jour, les filaments se dressaient, ils étaient bien développés, excepté au centre, dans la partie qui avait été plus spécialement soumise à l'action des rayons X ; le septième jour

le mycélium était très abondant, mais à peine marqué au centre par un fin duvet. Au microscope, on voyait des filaments très réguliers, des chlamydospores lisses peu nombreuses. Il n'y avait pas encore de sporanges, pas de chlamydospores échinulées. Le huitième jour, le mycélium s'accroissait encore et continuait à fructifier. Il y avait très peu de chlamydospores échinulées; les sporanges commençaient à se développer ; quelques-uns étaient déjà mûrs, mais formés à l'extrémité de filaments à peine renflés, si bien qu'on aurait pu les prendre pour des chlamydospores en formation si l'on n'avait pas remarqué *in situ* les sporanges avec leurs spores (Fig. 43).

Dans la culture soumise plus longtemps à l'action des rayons X (pendant vingt minutes), la germination a eu lieu plus tard.

C'est le cinquième jour après l'ensemencement que les premiers filaments apparaissaient. Au milieu de la culture il n'y avait rien. L'examen microscopique ne permettait pas de déceler un commencement de germination ; sur les bords de la boîte se dressaient les filaments très ténus, assez rares ; ils portaient quelques chlamydospores échinulées et des chlamydospores mycéliennes ; le sixième jour et les jours suivants, le mycélium se développait très peu et les fructifications étaient peu abondantes.

On peut donc conclure des faits qui précèdent que l'action retardatrice des rayons X sur la germination est nettement marquée; les spores, placées très près du ballon où se produisent les radiations de Rœntgen, ne germent pas ; celles qui sont situées plus loin germent mal et se développent en conséquence.

Action des corps radio-actifs.

Ces résultats sont en rapport avec ceux que j'avais obtenus en étudiant l'action des corps radio-actifs sur le développement du *Mortierella polycephala*.

Depuis la découverte des corps radio-actifs on a beaucoup étudié les effets des radiations émises, soit sur les végétaux, soit sur les animaux.

M. G. Bohn avait présenté le 27 avril et le 4 mai 1903 deux notes à l'Académie des Sciences, sur « l'influence des rayons du radium sur les œufs vierges et fécondés et sur les premiers stades du développement » [29]. Il montrait que les rayons du radium agissent sur la chromatine du noyau et suivant la durée de l'exposition, augmentent son activité ou la détruisent. Cette note m'a suggéré l'idée de rechercher si les rayons Becquerel avaient une action sur le développement et la croissance des champignons inférieurs et spécialement des Mucorinées que

j'étudiais en ce moment. M. le professeur Curie, en mettant gracieusement à ma disposition un tube de radium, m'a permis de faire dans ce sens quelques recherches que j'ai continuées depuis, grâce à l'obligeance de Mme Curie et de son distingué chef des travaux pratiques à la Sorbonne, M. Debierne.

J'avais dès le début mis en étude des cultures de *Mucor circinelloides*, de *Thamnidium* et de *Mortierella*. Dans des tubes à essai sur un milieu nutritif (carotte) où d'habitude le développement se fait normalement, il était facile de voir que la croissance du champignon était gênée. Le substratum ensemencé régulièrement sur lequel on plaçait le tube de radium montrait un mycélium très abondant dans les parties les plus éloignées du tube actif. Il paraissait là très vigoureux, plus vivace que dans les tubes témoins, tandis qu'au voisinage du tube lui-même, le mycélium n'apparaissait pas. Dans la région voisine du tube on voyait une surface nue qui contrastait singulièrement avec l'extrémité du substratum où les filaments se montraient si vivaces. Dans les cultures en surface, dans des boîtes de Pétri, on pouvait observer les mêmes faits que dans les cultures en tube.

L'action du radium ne se faisait pas sentir sur les bords de la culture ; au contraire les filaments s'y montraient plus développés qu'à l'ordinaire ; ils fructifiaient ; mais à mesure qu'on s'approchait du centre, là où se trouvait placé le tube actif, les filaments étaient de plus en plus stériles, de plus en plus réduits et au centre même il n'y avait rien.

On n'observait rien de semblable dans une culture où se trouvait placé un tube de verre de même diamètre que celui qui contenait la substance radio-active. Il y avait donc là uniquement un effet dû à la radio-activité et il me paraissait dès lors intéressant de l'étudier de plus près.

Pour réaliser un ensemencement régulier du substratum placé dans des boîtes de Pétri, je prélevais comme d'habitude à l'aide d'un fil de platine des spores d'une culture déjà bien développée et je les transportais aseptiquement dans un tube contenant une petite quantité d'eau distillée stérilisée. Je versais cette eau, tenant en suspension de nombreuses spores, sur le milieu gélosé que j'avais choisi comme milieu de culture. La

faible quantité d'eau que je jetais ainsi ne pouvait nuire au développement que j'examinais par comparaison avec d'autres cultures ensemencées de la même façon et non soumises au radium. L'ensemencement fait de cette manière était très régulier, les filaments poussaient uniformément.

Au milieu de l'une des boîtes de Pétri je plaçais le tube de radium ; au milieu des autres, je plaçais un tube de verre identique pour avoir des cultures témoins dans les mêmes conditions que la première. J'étais assuré que s'il devait y avoir plus tard des phénomènes à observer, le radium en serait la cause déterminante.

Dans une première série d'expériences, j'exposais immédiatement au radium une culture ensemencée le 13 décembre 1903.

Dans la culture témoin, le *Mortierella* se développait normalement et, au bout de cinq à six jours, donnait, en même temps qu'un mycélium touffu, des chlamydospores nombreuses. Le radium fut exposé dans l'autre culture pendant quatre jours ; dès le deuxième jour, le mycélium commença à apparaître à la surface du milieu nutritif et continua à se développer lentement les jours suivants ; mais, dès le début on distingua nettement tout autour du tube de radium une zone aride où rien n'apparaissait ; cette zone s'étendait jusqu'à une ligne bien marquée affectant la forme générale d'une ellipse dont le grand axe était dirigé selon la longueur du tube ; aux deux extrémités du tube la même zone aride était plus réduite et l'ellipse infléchie vers l'intérieur.

La forme particulière de cette zone tient évidemment à ce que le radium constitue lui-même un écran d'absorption pour ses propres radiations, et que les spores situées dans cette région avaient subi l'influence d'une moindre quantité de rayons actifs.

Le petit axe de cette zone aride présentait une longueur d'environ 2 centimètres ; autour de cette zone, on pouvait en remarquer une deuxième, un peu moins nette, où les filaments étaient à peine développés, et enfin au delà, les filaments aériens commençaient à se montrer et le développement se poursuivait normalement quoiqu'il se montrât très réduit comparativement à la culture témoin.

Les préparations faites avec des échantillons pris successivement à 1 centimètre du tube sur le bord de la zone aride, à $1^{cm},5$, à 2 centimètres, et à 3 centimètres sur le bord extérieur de la culture, et examinées au microscope, confirmaient bien ce que les premières cultures en tube avaient indiqué. Près du tube, les spores n'avaient pas germé, il n'y avait rien ; un peu plus loin, les filaments étaient misérables, peu abondants mais stériles ; un peu plus loin, les filaments présentaient des chlamydospores échinulées dont le nombre m'avait paru aller en décroissant de la zone aride à la périphérie de la culture. Il n'y avait pas de sporanges ni de spores lisses.

J'ai recherché si les spores de la zone aride, lesquelles n'avaient pas germé pendant les huit jours que dura cette première expérience, étaient tuées, ou bien si elles étaient restées à l'état de vie latente.

J'ai donc à cet effet prélevé aseptiquement en des points de plus en plus éloignés du tube de radium, dans la zone aride, des parcelles de milieu nutritif contenant des spores et je les ai transportées dans des tubes de bouillon gélosé.

Les spores provenant du centre de la préparation n'ont pas germé. Les autres semis ont mis quatre jours à germer, tandis que dans les conditions ordinaires, la germination se produisait dans les autres boîtes au bout de vingt-quatre heures. Peu à peu le mycélium s'est étendu et a couvert toute la surface du milieu nutritif en fructifiant comme à l'ordinaire.

Des résultats identiques ont été obtenus en répétant plusieurs fois ces mêmes expériences ; l'influence de ces radiations, encore mal connues au point de vue biologique et que M. Becquerel, puis M. et Mme Curie ont dénommées les radiations α, β, γ, est d'autant plus grande sur le *Mortierella polycephala*, que la substance radio-active agit plus longtemps et à des distances moindres ; elle est nettement paralysante et retardatrice.

Lorsque le *Mortierella polycephala* est cultivé en cellule de Van Tieghem, en présence des corps radio-actifs, les sporangiospores ne résistent pas à l'action paralysante du radium ; elles ne germent pas ; mais les chlamydospores germent, plus lentement, il est vrai, et sans fructifier, tant que le radium agit sur le champignon (1).

J'ai voulu voir aussi l'action du radium sur le mycélium déjà développé et, à cet effet, j'ai préparé des cultures de *Mortierella* en cellule de Van Tieghem, dans les mêmes conditions que plus haut ; j'ai observé, heure par heure, le développement d'*une* spore de *Mortierella* et j'ai pu la comparer à chaque instant à une culture semblable qui me servait de témoin. Au bout de deux jours les filaments mycéliens, peu ramifiés encore, s'étendaient sur une longueur d'environ 1 millimètre. C'est à ce moment que je plaçais le tube de radium dans l'une des cellules et que je le laissais agir pendant deux jours et plus. Pendant ce temps, les filaments de la culture témoin s'enchevêtraient, s'anastomosaient, s'accroissaient de façon à couvrir sur la lamelle une surface d'environ $0^{cmq},5$. Au bout de cinq à six jours les stylospores apparaissaient.

En revanche, les filaments soumis à l'action du radium

(1) La dimension de la cellule que j'employais correspondait sensiblement à celles de la zone aride dont je parlais plus haut et il n'y avait rien d'étonnant au fait que les filaments restaient arides. Le tube de radium était placé près de la lame portant le substratum et parallèlement ; il était posé sur un petit support en fil de platine stérilisé par l'incandescence et dans le fond de la cellule se trouvait de l'eau ; sauf la présence du tube de radium, toutes les conditions habituelles de bonne germination étaient réalisées.

cessaient de s'étendre en surface ; ils ne s'allongeaient plus, et ne se ramifiaient presque plus. On observait dès les premières heures que la présence du radium apportait un trouble profond dans la vie du champignon ; la circulation protoplasmique, qui se faisait très régulièrement auparavant, devenait très irrégu-

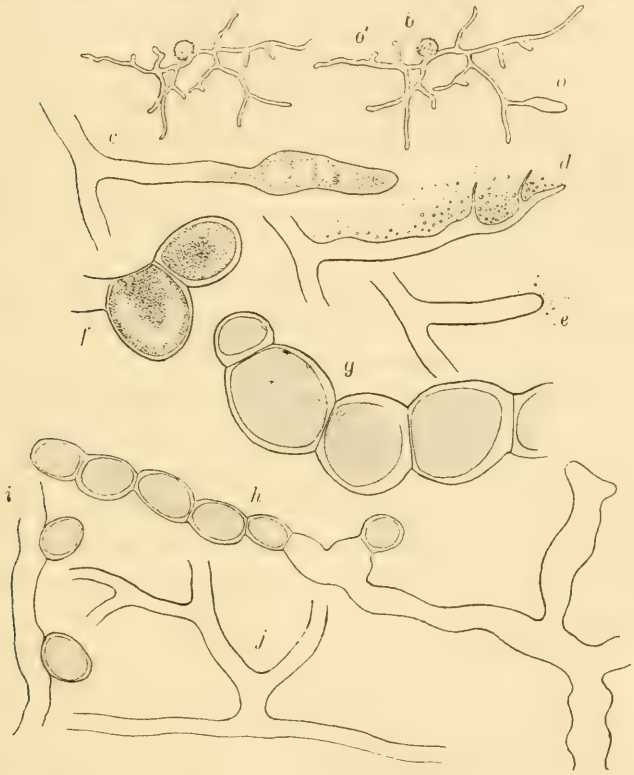


Fig. 44. — Influence du radium. — *a*, Aspect du filament avant l'action du radium, gr. = 110 (filament de deux jours) ; *b*, Aspect du filament après l'action du radium prolongée pendant vingt-quatre heures, gr. 160 ; *a'*, Filament modifié sous l'action du radium, une portion a été dessinée en *c*, *d*, *e*, à un plus fort grossissement, gr. 670 ; *d*, Filament ayant éclaté sous la pression interne et ayant reformé une membrane à l'extrémité ; *f*, *g*, *h*, *i*, Kystes formés sur les filaments dont on remarque l'irrégularité ; *j*, Filament ordinaire de *Mortierella*.

lière ; elle se faisait comme par saccades ; les filaments acquéraient par places un diamètre double ou triple de celui des filaments témoins. En certains endroits, ils présentaient des renflements caractéristiques à l'intérieur desquels le protoplasme se contractait ; les filaments se cloisonnaient ; en un mot, le *Mortierella* s'enkystait sous l'action du radium. En

d'autres points du mycélium peu développé, il arrivait souvent que la membrane se résorbait ou cédait sous la pression intérieure et le protoplasma se répandait au dehors sous la forme d'une multitude de fines gouttelettes huileuses, tandis qu'une nouvelle membrane se reformait très rapidement. La présence du radium accélérait l'apparition à, l'intérieur des filaments, de cette structure trabéculaire avec gouttelettes huileuses que présentent les vieux filaments (Fig. 44).

Lorsque l'action du radium n'était pas trop prolongée, le mycélium recommençait à croître et des bourgeons nouveaux apparaissaient.

Il ressort donc de ces expériences plusieurs fois répétées, que :

1° Les rayons du radium arrêtent la croissance du mycélium du *Mortierella* et empêchent la germination de la spore ; cette action est du reste simplement paralysante ;

2° Ils provoquent l'apparition de véritables kystes à l'intérieur des filaments ; ces kystes sont évidemment ici des organes de défense du végétal ;

3° Les spores et le mycélium soumis à l'action du radium ne sont pas tués ; ils sont à l'état de vie latente et, replacés dans des conditions normales, peuvent germer ou continuer à se développer à nouveau.

Dans le courant de 1906 et en 1907 j'ai poursuivi ces études.

J'ai recherché l'action que pouvait avoir sur la croissance du *Mortierella polycephala*, non plus les corps radio-actifs, cristallisés, mais l'air maintenu en contact avec une dissolution de ces corps, c'est-à-dire l'émanation.

J'ai ensemencé régulièrement des ballons Pasteur et immédiatement après j'ai fait le vide à leur intérieur ; puis j'y ai laissé rentrer de l'air qui était resté en contact pendant plusieurs semaines avec une dissolution de chlorure de radium renfermant 3 à 4 milligrammes de substance active. Les cultures de *Mortierella polycephala*, de *Sporodinia grandis*, de *Thamnidium* ne se développaient pas, tandis que les cultures témoins germaient au bout de deux jours dans l'air ordinaire.

Or, en ce qui concerne *Mortierella polycephala*, j'ai pu cons-

tater que la résistance des spores et des stylospores est très grande vis-à-vis des conditions extérieures atmosphériques; j'ai ensemencé des milieux gélosés dans des ballons Pasteur où je remplaçais l'air ordinaire par d'autres gaz tels que l'oxygène pur, l'oxygène ozonisé, le gaz carbonique, etc.; dans tous les cas, le champignon se développait très bien, et fructifiait normalement; je l'ai cultivé dans des atmosphères viciées par des vapeurs d'éther, de chloroforme, de sulfure de carbone, et le champignon s'est toujours bien développé. Il présente donc une résistance extraordinaire à ces agents extérieurs et il semble que l'action nocive de l'émanation ne puisse être mise en doute, car dans les cultures précédentes, même au bout de trois mois, je n'ai rien obtenu; or l'émanation ne conserve guère ses propriétés actives pendant plus de huit jours. J'ai retrouvé là les mêmes résultats, plus accentués, que j'avais déjà constatés avec le chlorure du radium lui-même.

J'ai essayé l'action de l'émanation sur des cultures en voie de développement. J'ensemençais un ballon Pasteur et je l'abandonnais à la température moyenne de 10° pendant huit jours; le champignon se développait lentement; au bout de ce temps les filaments étaient à peine dressés dans l'air, même dans la région voisine des parois du ballon; il y avait encore peu de fructifications : au microscope, on voyait quelques chlamydospores lisses et des stylospores; pas de sporanges. Je faisais le vide et je remplissais le ballon d'émanation provenant d'une solution contenant 1 milligramme de chlorure de radium; l'air rempli d'émanation avait séjourné dans le flacon à solution active pendant six mois. Dès que l'émanation était introduite, on voyait les filaments s'affaisser sur eux-mêmes et à partir de ce moment le développement était complètement arrêté.

Huit jours après, j'ai recommencé la même expérience avec une émanation un peu moins forte; l'air chargé d'émanation n'avait séjourné que huit jours en présence de la solution à 1 milligramme de chlorure de radium. Le champignon ensemencé s'était développé plus rapidement à la température de 18°, à l'étuve, et le mycélium, au bout de huit jours, était déjà bien dressé et commençait à fructifier. Dès que l'émanation fut introduite dans le ballon, les filaments cessèrent

de s'accroître, et la culture resta pendant plusieurs semaines dans un état stationnaire. L'examen microscopique montra au bout de quelques jours un mycélium vieux, des filaments remplis de gouttelettes huileuses; par places le protoplasma s'était condensé et des kystes s'étaient formés.

On retrouve les mêmes résultats, plus énergiques, déjà obtenus avec le chlorure de radium. Les expériences plusieurs fois répétées se montrent concordantes. Si l'on transplante alors des spores qui ont subi l'action de l'émanation, sur un autre substratum, on constate qu'elles peuvent germer, mais plus lentement que les spores ordinaires; sur gélose, j'ai obtenu la germination de pareilles spores au bout de quatre jours.

On peut donc, en résumé, conclure de ce qui précède que l'action des corps radio-actifs est toujours nuisible pour le *Mortierella polycephala*; elle l'est d'autant plus que les spores ou le mycélium y sont exposés plus longtemps; l'émanation est plus nocive que le chlorure de radium lui-même, elle arrête immédiatement la croissance du mycélium, provoque son enkystement, et elle peut empêcher la germination des spores ou des chlamydospores si elle est suffisamment concentrée.

Influence de l'état hygrométrique.

J'ai cherché à réaliser des conditions d'humidité diverses en faisant varier l'état hygrométrique de l'atmosphère dans laquelle se développaient mes cultures pures.

Le dispositif que j'ai adopté est le suivant : les tubes de culture étaient mis sous une cloche dont les bords usés à l'émeri reposaient sur un plateau de verre : le contact plus parfait était obtenu au moyen de suif qui empêchait toute entrée d'air venant de l'extérieur. La partie supérieure de la cloche était munie d'une tubulure fermée par un bouchon de caoutchouc percé de deux trous par lesquels passaient deux tubes de verre, l'un descendant jusqu'au fond de la cloche, l'autre, débouchant vers la partie supérieure. Ce dernier communiquait avec un flacon à deux tubulures contenant de l'acide sulfurique concentré. L'autre tube était en communication avec la trompe

à eau. L'air aspiré se desséchait par son passage à travers l'acide sulfurique et au bout de trois ou quatre heures l'atmosphère de la cloche était plus ou moins complètement débarrassée de vapeur d'eau. On pouvait le constater à l'aide de l'hygromètre à cheveu placé à l'intérieur de la cloche ; des robinets disposés sur le trajet des tubes permettaient d'arrêter à volonté le courant d'air et de régler ainsi l'état hygrométrique.

Dans une atmosphère complètement desséchée, je n'ai pas observé la germination des spores de *Mortierella polycephala*. J'ai pu maintenir l'air de la cloche dans le même état pendant quinze jours sans observer les moindres traces de germination.

Dans une atmosphère légèrement humide, l'hygromètre marquant 50°, soit dans une atmosphère à demi saturée de vapeur d'eau, la germination a eu lieu, et elle a donné au bout de trois jours un mycélium bien développé avec fructification normale, sporanges, stylospores.

Dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, pourvu que la vapeur en se condensant ne recouvrît pas complètement le milieu nutritif, la germination a eu lieu au bout de deux jours ; le mycélium s'étendait d'abord à la surface du substratum, puis, quand il était arrivé aux limites du tube, s'appliquait contre la paroi, s'élevait dans l'air et commençait à fructifier. Rarement les stylospores apparaissaient avant ce moment.

J'ai essayé les mêmes cultures en cellule de Van Tieghem. Dans le fond de la cellule, je plaçais quelques gouttes d'acide sulfurique et j'observais le développement jour par jour. Le milieu nutritif était une goutte de gélose peptonisée et sucrée, disposée sur la lamelle ; l'ensemencement était toujours fait aseptiquement dans deux cultures dont l'une servait de témoin. Au bout de vingt-quatre heures, on pouvait observer la germination des spores dans la culture témoin et au bout de huit jours, on y voyait apparaître des stylospores, alors que dans la cellule à acide sulfurique rien ne se produisait ; au bout de quinze à vingt jours, la germination ne se produisant pas, j'interrompais l'expérience.

Il faut donc conclure de là que dans un air complètement et rapidement desséché, la germination des spores du *Mortierella polycephala* ne peut pas se faire.

D'autre part, une atmosphère complètement saturée, sans empêcher la germination, gêne la croissance du champignon, qui s'accroît moins que dans l'atmosphère ordinaire des tubes de culture. Les gouttelettes d'eau résultant de la condensation de la vapeur d'eau dans l'atmosphère saturée tombent sur le mycélium et agissent probablement par leur poids pour en empêcher l'accroissement en hauteur et aussi en surface. J'ai observé généralement que l'optimum d'humidité est atteint lorsque l'hygromètre marque 95, c'est-à-dire un point très voisin de la saturation.

Il peut y avoir dans ce résultat une contradiction apparente avec ce qui se passe lorsqu'on fait la culture en chambre humide de Van Tieghem, où l'atmosphère est nécessairement saturée de vapeur d'eau. Mais la disposition prise dans ces cultures est telle que l'eau de condensation se dépose dans le fond de la chambre et sur la lamelle, et que de toute façon le mycélium dressé se développe sans être gêné. Du reste, je n'ai jamais obtenu dans les cultures sur milieu solide recouvert d'une légère couche d'eau qu'une germination très lente et un mycélium très misérable. La vapeur d'eau saturante est un bienfait pour le champignon, l'eau de condensation lui est nuisible.

J'ai expérimenté aussi avec des milieux humides obtenus à la manière de Klebs, qui consiste à recouvrir de collodion ces milieux de culture : je les ensemençais en piquant la couche solide formée après évaporation de l'éther et je constatais que dans l'air sec malgré l'humidité du milieu nutritif, la germination ne se faisait pas.

C'est donc bien l'humidité de l'air et non pas seulement l'humidité du substratum qui joue un rôle important dans le développement du champignon.

En résumé, le Mortierella polycephala *ne se développe et ne fructifie normalement que dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau ; l'humidité de l'air a plus d'importance pour la germination des spores que l'humidité du substratum*, quoique cette dernière ait aussi une certaine influence.

Influence de la pression atmosphérique.

On sait que les appareils conidiens (les stylospores) ne se forment généralement que dans l'air et jamais à l'intérieur du liquide, et l'opinion générale est que pour leur formation le mycélium a besoin d'oxygène et qu'il ne peut les produire dans un milieu où manque cet élément. S'il en est ainsi, tout champignon, ensemencé dans un milieu quelconque, en présence d'une atmosphère où l'oxygène sera raréfié, devra présenter, sinon une modification de la forme de ses conidies, tout au moins des variations dans leur formation, leurs dimensions, et dans l'aspect du mycélium sur lequel elles prennent naissance.

Klebs [23] trouve que pour l'*Eurotium repens*, la pression minima inférieure à laquelle se forment les conidies est de 3 ou 4 millimètres ; à cette pression, il admet que l'atmosphère ne contient guère plus de 0,14 p. 100 d'oxygène ou même moins, mais il n'attribue pas à la faible proportion d'oxygène la cause du retard dans la formation du mycélium et des conidies. D'autres circonstances, d'après lui, doivent agir d'une manière décisive.

Pour étudier l'influence de la pression sur la croissance du *Mortierella polycephala*, j'opère de la façon suivante : Dans un ballon Pasteur rempli de gélose sucrée, je fais l'ensemencement en touchant la partie centrale du mycélium et je mets le récipient ainsi préparé en communication avec la trompe à eau. Très rapidement le vide se fait à 1 ou 2 millimètres. Le ballon est alors séparé de l'air extérieur au moyen d'un caoutchouc à vide et d'une vis de pression, abandonné à la température du laboratoire, soit 17°, et examiné régulièrement. J'ai observé ainsi des cultures faites à 1 millimètre de pression, à 95 millimètres, à 150 et à la pression ordinaire.

J'ai opéré aussi à des pressions plus considérables : dans un ballon Pasteur, je comprimais de l'air à $1^{atm},5$, à 2^{atm} et à $2^{atm},5$, après l'avoir ensemencé.

Dans le vide de la trompe, des ballons Pasteur avec gélose sucrée ont été ensemencés le 26 janvier à midi. Les premiers jours, on n'observait rien de particulier ; le 31, un léger mycélium apparaissait ; il s'étendait d'abord assez rapidement et atteignait au

bout de quarante-huit heures une surface dont le diamètre était de 1 centimètre. A partir de ce moment, le thalle ne s'étendait plus en largeur ; il se dressait vers le haut, très peu, et cela pendant les trois premiers jours à partir de l'apparition du mycélium. Quinze jours après, la culture ne présentait pas de différence avec ce qu'elle était aux premiers jours du développement, et le mycélium, examiné à ce moment, montrait que les filaments étaient restés presque stériles ; ils portaient bien quelques chlamydospores aériennes, mais en très petit nombre ; les chlamydospores mycéliennes prédominaient avec quelques œufs, assez rares. On ne voyait pas de sporanges.

Dans d'autres séries de cultures, j'ai obtenu, dans le vide, des filaments présentant une absence presque complète des appareils reproducteurs qui n'étaient figurés que par quelques kystes et quelques zygospores.

A la pression de 95 millimètres, les premiers filaments ont apparu trois jours après l'ensemencement et quatre jours après recouvraient tout le substratum ; soit une surface de $4^{cm},5$ de diamètre. Le mycélium, au bout de quinze jours, était à peine dressé ; les filaments étaient plus réduits qu'à l'ordinaire ; ils étaient presque stériles et on n'y rencontrait que quelques chlamydospores lisses et échinulées de diamètre très variable, mais assez rares.

A une pression de 150 millimètres, la croissance se faisait sensiblement de la même façon ; les fructifications étaient uniquement des chlamydospores, d'ailleurs en petit nombre.

A 250 millimètres j'ai pu obtenir des sporanges, mais ils ne se formaient bien et en grande abondance que lorsque la pression était voisine de la pression atmosphérique ou s'élevait au-dessus.

A la pression ordinaire le développement est normal et présente au bout de cinq à six jours un mycélium abondant dans lequel on trouve de nombreuses chlamydospores échinulées, des sporanges et des zygospores.

J'ai observé que plus la pression augmentait, plus la croissance du mycélium se faisait mal. Les fructifications se produisaient cependant ; elles étaient représentées par des chlamydospores et des sporanges. Il y avait une très grande différence

dans la durée de la germination. Les filaments se montraient comme un fin duvet autour du point ensemencé, et apparaissaient au même moment dans le ballon témoin et dans les ballons où la pression avait été portée respectivement à $1^{atm},5$ à 2^{atm} et à $2^{atm},5$. Mais on remarquait de suite une différence dans la vitesse d'accroissement du mycélium.

J'ai noté les différences suivantes.

a. Culture témoin. Trois jours après l'ensemencement, la plage mycélienne présentait une surface de $2^{cm},5$ de diamètre ; le jour suivant elle était de 3 centimètres ; le lendemain à la même heure, elle était de 4 centimètres, et à partir de ce moment, les filaments, ayant atteint les bords du ballon, se redressaient abondamment vers le haut et commençaient à fructifier partout.

b. Culture à 1,5 atmosphère.

La durée de germination a été la même, mais au bout de trois jours, la plage mycélienne s'étendait seulement sur $1^{cm},5$ de diamètre ; vingt-quatre heures après elle était de $1^{cm},9$; le lendemain de $2^{cm},5$, puis de $3^{cm},2$ et enfin, un peu après, de 4 centimètres et les filaments commençaient à se dresser, mais seulement sur les parois de verre ; le mycélium restait peu abondant au centre du substratum et il en était ainsi les jours suivants ; les fructifications étaient des stylospores et des sporanges. Les filaments mycéliens ne se développaient plus et prenaient l'aspect de vieux filaments, riches en gouttelettes huileuses, présentant par places quelques cloisons.

c. A 2 atmosphères, la culture s'est comportée à peu près de même, sauf au début où la croissance a été plus lente.

d. A 2,5 atmosphères, l'effet a été plus sensible sur la croissance du mycélium qui n'a atteint le bord du ballon que le sixième jour après l'apparition des premiers filaments ; le thalle est resté toujours très misérable, rampant à la surface du milieu nutritif, sauf sur les bords où il s'est un peu dressé sur les parois et où il a formé quelques sporanges.

Le tableau suivant (page 94) résume d'un façon plus nette les remarques précédentes.

Il semble donc d'une façon générale que la germination de *Mortierella polycephala* n'est pas empêchée par les variations extérieures de la pression, même lorsque ces variations s'étendent sur une assez grande échelle. Dans le vide de la trompe, la germination se fait tout aussi bien que sous une pression voisine de 3 atmosphères ; la durée de la germination est plus lente sous la pression de quelques millimètres obtenue avec la trompe ; en revanche, la croissance du champignon se fait très mal ; il ne s'étend ni en surface, ni en profondeur, il ne fructifie pas.

Des pressions supérieures à la pression atmosphérique gênent la croissance du mycélium, sans l'empêcher ; et si ce dernier est moins abondant qu'à la pression normale, il peut

Durée de germination et vitesse d'accroissement du mycélium à des pressions variables.

DATES	VIDE	95 MILLIM.	150 MILLIM.	1 ATMOSPH.	1 ATM. 5	2 ATMOSPH.	2 ATM. 5
26 janvier.....	*Ensemencement de toutes les cultures.*						
28 —	»	»	»	Apparit. des premiers filaments.	»	»	»
29 —	»	Apparit. des premiers filaments.	Apparit. des premiers filaments.	Plage de 1c,5	Apparit. des premiers filaments.	Apparit. des premiers filaments.	Apparit. des premiers filaments.
30 —	»	»	»	— de 3c,0	Plage de 1c,5	Plage de 1c,0	Plage de 0c,8
31 —	»	»		— de 4c,0	— de 1c,9	— de 1c,3	— de 1c,0
1er février.....	Apparit. des premiers filaments.	Plage de 4cm,5 de diamètre.	Plage de 4 cent.	Le mycélium atteint les bords du ballon, se dresse et fructifie abondamment : chlamydospores, sporanges, œufs.	— de 3c,2	— de 2c,8	— de 1c,8
2 —	»	Filaments peu abondants, à peine dressés. stylospores très peu abondantes ; pas de sporanges ni d'œufs.	Mycélium peu abondant ; stylospores, quelques sporanges en petit nombre.		— de 4c,0	— de 3c,5	— de 2c,5
3 —	»					— de 4c,0	— de 3c,2
4 —	Plage de 1 cent.						— de 4c,0
5 —	Mycélium faiblement développé.				Mycélium peu abondant, très clairsemé, rampant au milieu du substratum, dressé sur les bords, stylospores et sporanges.		Mycélium très réduit sauf sur les bords de la culture ; chlamydospores aériennes et sporanges,
6 —	Stérile.						
7 —	Ne s'accroît plus.						

cependant fructifier et donner des sporanges. Ces sporanges peuvent même présenter parfois de petites branches ramifiées, ce que je n'ai observé, chez le *Mortierella polycephala*, que lorsque le champignon poussait dans de mauvaises conditions.

Puisque l'augmentation de pression qui s'exerce à la surface du milieu nutritif n'empêche pas le mycélium de se former, ni les sporanges et les chlamydospores de prendre naissance, on peut supposer que la pression interne protoplasmique est assez considérable ; elle s'augmente encore probablement par ce fait que les échanges osmotiques entre le mycélium et le milieu nutritif sont plus actifs. En outre, le mycélium trouve dans l'atmosphère sous pression l'oxygène nécessaire à son existence et cela suffit pour qu'il puisse s'accroître. C'est très probablement au manque d'oxygène qu'il faut attribuer le faible développement du mycélium dans le vide.

Je n'ai pas cherché à diminuer la pression au delà des limites données par la trompe, car l'eau du substratum s'évapore d'autant plus rapidement qu'on s'approche du vide et dans ces conditions on pourrait être tenté d'attribuer à l'absence d'oxygène des résultats qui peut-être seraient dus, pour une grande part, à la faible teneur en eau du milieu nutritif.

Influence du milieu nutritif.

Dans l'étude biologique du *Mortierella polycephala* on peut faire presque complètement abstraction de la nature de l'atmosphère dans laquelle le développement va s'effectuer. J'ai observé, en effet, que si les conditions d'humidité de l'atmosphère, de température et de pression sont satisfaisantes, le champignon croît normalement, quelle que soit la nature des gaz qui l'environnent. Ce qui importe davantage pour l'existence de *Mortierella polycephala* et pour sa multiplication sexuée ou asexuée, c'est la nourriture qui lui est offerte et qu'il va trouver dans le substratum sur lequel sera fait l'ensemencement.

C'est l'avis de presque tous les physiologistes, Van Tieghem, Klebs, Brefeld, etc., et si tous ne sont pas d'accord pour lui attribuer la première place dans les facteurs de l'évolution de

l'organisme, aucun ne met en doute que le milieu nutritif n'ait un rôle important au point de vue de la croissance et de la formation de l'appareil reproducteur. C'est pourquoi j'ai étudié l'influence que peut exercer le milieu nutritif sur la germination, la croissance et la formation des organes reproducteurs du *Mortierella polycephala*.

J'exposerai d'abord l'influence des milieux naturels, liquides ou solides ; puis, dans le même ordre, l'influence des milieux artificiels, et enfin l'influence de la nature spéciale du milieu nutritif.

Il faut d'abord remarquer d'une façon générale que le *Mortierella polycephala* ne se développe bien et ne produit de fructifications abondantes que lorsqu'il est semé sur un substratum humide et que dans l'atmosphère qui l'entoure, il trouve des conditions d'humidité favorable. Ces deux conditions doivent être réunies, une seule ne suffit pas. Si le milieu est desséché et placé dans une atmosphère humide, le champignon pousse mal ou pas du tout. Si le milieu est humide et l'atmosphère desséchée, la croissance n'a pas lieu.

Milieux nutritifs naturels.

1° *Milieux liquides.* — Dans les milieux naturels liquides, le développement de *Mortierella polycephala* se fait mal en général ; j'ai pu le cultiver sur de la décoction de fumier, sur du jus de carottes, en cellule de Van Tieghem, mais je n'ai jamais obtenu, en cellule, que des chlamydospores échinulées. Le champignon n'a poussé ni dans l'eau pure, ni dans le jus d'orange, ni dans le liquide Raulin ; dans le jus de pruneaux, j'ai obtenu un maigre développement du mycélium avec peu de chlamydospores.

2° *Milieux solides.* — J'ai expérimenté les milieux suivants : crottin de cheval, pomme de terre, carotte, pain sec, pain humide.

Sur le fumier de cheval, le développement est normal, mais je n'y ai pas observé de zygospores. Il en est de même sur des carottes, que la culture soit faite en boîte de Pétri ou dans des tubes de Roux. Sur les pommes de terre, le développement est

plus lent à se faire que sur les carottes, et les filaments produits restent plus longtemps stériles, mais au bout d'une dizaine de jours les fructifications sont très abondantes; on y voit surtout des sporanges et des chlamydospores échinulées ; le mycélium finit par devenir aussi abondant que sur la carotte.

Sur le pain sec (du pain ordinaire soumis à la stérilisation à 120° pendant un quart d'heure à l'autoclave), le mycélium est très peu développé ; il est répandu comme une légère toile d'araignée à la surface du pain ; les fructifications sont réduites à des chlamydospores échinulées, en très petit nombre.

Sur du pain stérilisé, humecté d'eau de façon à former presque une bouillie compacte, le développement est régulier. Le mycélium se développe parfaitement, aussi bien que sur les carottes ; les chlamydospores sont nombreuses ; on voit quelques sporanges assez rares. L'action de l'eau est manifeste et le pain humide est un milieu qui convient parfaitement à la formation des chlamydospores.

Ces différentes substances, l'eau mise à part, constituent des milieux favorables à des degrés très divers, mais qui ne peuvent guère nous renseigner sur les effets spéciaux qu'ils produisent. Leur composition chimique est très complexe et discutable. Nous sommes peu renseignés, malgré les progrès de la chimie moderne, sur la nature exacte du fumier et autres milieux semblables et il m'a semblé préférable d'étudier l'action des milieux artificiels.

MILIEUX NUTRITIFS ARTIFICIELS.

J'ai déjà dit que les milieux liquides, tels que le liquide Raulin, le liquide Van Tieghem ne m'avaient donné aucun résultat avec le *Mortierella polycephala*.

J'ai fabriqué de toutes pièces des milieux solides dans lesquels dominait soit la gélatine, soit la gélose.

Gélatine et eau.

Un pareil milieu est peu propice à la croissance du *Mortierella polycephala*. Le mycélium apparaît trois jours après l'ensemencement. Il est extrêmement réduit, peu apparent, et se développe lentement sans se dresser. Le développement se fait

tout aussi bien vers l'extérieur que vers l'intérieur de la gélatine qui se liquéfie, quoique la température soit seulement de 18°. Au bout de quelques jours le mycélium forme un feutrage de 1 ou 2 millimètres d'épaisseur à la surface de la gélatine liquéfiée et on trouve comme fructifications des chlamydospores échinulées et lisses. Les sporanges s'y rencontrent, mais en petit nombre.

Gélose et eau.

C'est un milieu très peu favorable à la croissance du mycélium. Celui-ci apparaît trois jours après l'ensemencement, et, à

Fig. 45. — Aspects divers de l'extrémité des tubes sporangifères dans des cultures sur gélose et eau (*c*, *e*) et dans des milieux gélosés concentrés (*a*, *b*). Les branches secondaires sont nombreuses; elles sont ramifiées; *d*, une ramification (gr. = 650).

partir de ce moment, s'étend à la surface du substratum sans se dresser. Il est très réduit et s'étend en formant un réseau à

mailles très larges qu'on peut observer à l'œil nu ou à la loupe. Quinze jours après, le mycélium n'est pas plus développé, et par places on voit se dresser de petites branches terminées par de petits renflements blanchâtres. Au microcospe, on reconnaît des tubes sporangifères très renflés et qui, dans la partie terminale, montrent de nombreuses ramifications terminées chacune par un sporange. Parfois, ils présentent des ramifications de second ordre qui pourraient faire prendre le champignon pour *Mortierella Van Tieghemi*, de Bachmann. Il est évident que la gélose doit être un milieu très peu nutritif et dans ce cas la formation des sporanges et de leurs ramifications pourrait trouver sa raison d'être, comme le dit M. Van Tieghem, dans le défaut de nourriture. Quelle qu'en soit la cause, les sporanges sont ici très abondants ; les chlamydospores le sont beaucoup moins, et ce sont surtout des chlamydospores lisses.

Gélose, peptone et eau.

La peptone peut être considérée comme un bon aliment pour le *Mortierella polycephala*. La germination se fait normalement, les premiers filaments commencent à apparaître au bout de deux jours, comme un léger duvet dans les tubes de culture ; mais les fructifications qui apparaissent dès le soir même et les jours suivants sont uniquement représentées par des chlamydospores échinulées et lisses ; les sporanges manquent ; le mycélium est peu développé par rapport à celui qui apparaît dans les milieux à gélose sucrée.

Milieux gélosés sucrés.

Il est évident, d'après ce qui précède, que l'absence d'éléments hydrocarbonés retentit d'une façon certaine sur le développe-du mycélium et sur la forme de l'appareil fructifère.

Dans quelle mesure la nature de l'hydrate de carbone et sa concentration peuvent-elles influencer le développement?

Dans les milieux gélosés glucosés que j'employais d'habitude dans mes recherches, j'observais une croissance très abondante du mycélium; les formes fructifères étaient, dès les premiers jours, représentées par des chlamydospores lisses et échinulées et des sporanges; au bout de quelques jours, la nourriture

devenant moins abondante, on voyait apparaître des zygospores.

Je me suis tout d'abord préoccupé de rechercher l'influence de la concentration sur la croissance du mycélium. J'ai opéré de deux façons différentes :

1° En diminuant simplement la teneur en eau du substratum ;

2° En augmentant la proportion de substance nutritive représentée ici par le glucose.

Dans les deux cas on obtient des résultats très différents.

Je préparais par exemple des tubes de gélose peptonisée sucrée de la manière suivante. L'une des séries de tubes de culture contenait :

Gélose	8 grammes.
Peptone	3gr,5
Glucose	18gr,5
Eau	500 grammes.

L'autre contenait identiquement les mêmes substances, et ne différait que par la teneur en eau qui était, suivant les cas, 400 grammes, 300 grammes, 200 grammes, 100 grammes.

Dans les premiers tubes, la germination avait lieu au bout d'une trentaine d'heures et, à ce point de vue, on ne constatait pas de grandes différences dans les divers cas d'expérience. Au bout de quatre à cinq jours, les filaments s'étendaient à la surface du substratum et commençaient à se dresser et à fructifier. Dans les tubes qui contenaient 500 grammes, 400 grammes, 300 grammes d'eau pour la même quantité de nourriture, les formes reproductrices étaient figurées par des chlamydospores et des sporanges ; mais dans les tubes qui contenaient 100 grammes d'eau, on observait au bout du même temps que les appareils fructifères étaient représentés presque uniquement par des tubes sporangifères très nombreux, présentant de nombreuses ramifications terminales ayant à leur extrémité des sporanges arrondis ; on en voyait qui étaient déjà mûrs, dont la déhiscence s'était déjà produite ; on en voyait d'autres en formation.

Il me paraît évident qu'il y a une relation de cause à effet dans la faible teneur en eau du milieu nutritif et la formation du sporange. Il me semble que la diminution de l'eau dans le substratum augmente la valeur de la pression osmotique à

l'intérieur des filaments; les tubes sporangifères prennent naissance beaucoup plus rapidement que d'habitude ; ils se ramifient plus que dans les conditions ordinaires.

On ne s'expliquerait pas autrement que pour une nourriture identique, il y eût une pareille différence dans la forme de l'appareil reproducteur.

Le même résultat s'observe quand on augmente la proportion en sucre du substratum, en laissant identique la proportion d'eau et des autres substances.

J'ai préparé des milieux de culture contenant :

Gélose	8 grammes.
Peptone	3gr,5
Eau	500 grammes.

et des proportions variables de glucose : 20 p. 100, 30 p. 100, 40 p. 100, 50 p. 100, 60 p. 100, 70 p. 100 et 80 p. 100, par rapport aux autres éléments.

Dans les cultures qui contenaient de 20 à 50 p. 100 de glucose, le développement a pu se faire à peu près normalement; le mycélium était cependant moins abondant lorsque la proportion de glucose augmentait; les fructifications étaient des stylospores et des sporanges ; il n'y avait pas d'œufs. Dans la culture à 60 p. 100 de glucose, la prédominance des sporanges était très marquée dès le début et ces tubes sporangifères présentaient jusqu'à sept à huit petites ramifications latérales disposées irrégulièrement dans le voisinage de l'extrémité (fig. 45).

On constatait des différences dans le temps d'apparition des premiers filaments ; les cultures à 20 p. 100 de glucose germaient au bout de vingt-quatre heures ; celles à 30 p. 100 au bout de trente-six heures ; celles de 50 et 60 p. 100, au bout de trois jours.

Dans les cultures contenant 70 et 80 p. 100 de glucose, je n'ai obtenu aucune germination.

Action des différents hydrates de carbone.

Parmi les hydrates de carbone étudiés, je citerai en première ligne les sucres : glucose, lévulose, galactose, lactose, maltose et saccharose (1).

(1) Le milieu utilisé dans ces expériences renfermait 8 grammes de gélose, 3gr,5 de peptone, 500 grammes d'eau et 18gr,5 de l'un des hydrates de carbone cités.

Le *glucose* est un excellent milieu nutritif pour toutes les Mucorinées; c'est celui que j'ai employé dans toutes mes études et qui m'a donné les meilleurs résultats. Le mycélium apparaît, sur un substratum formé de gélose, peptone, eau et glucose, au bout de vingt-quatre ou trente heures ; très rapidement les tubes de cultures ou les ballons sont envahis par un mycélium abondant qui, examiné au microscope, montre surtout des sporanges et des œufs. Il y a peu de chlamydospores échinulées; elles ont un diamètre ordinaire (18 à 20 μ). Les tubes sporangifères sont bien développés; ils peuvent atteindre souvent une hauteur de 400 à 450 μ; dans leur plus grande largeur, ils ont de 12 à 20 μ. Les œufs, arrondis, légèrement discoïdes, ont un diamètre qui peut varier de 250 à 800 μ.

Avec le *férulose* on obtient également des cultures très abondantes; le mycélium est d'abord assez rare et s'étend à la surface du milieu nutritif en donnant des chlamydospores échinulées dont le diamètre est de 18 à 22 μ; un peu plus tard les filaments se dressent abondamment et il apparaît des sporanges et des œufs; les tubes sporangifères ont de 350 à 370 μ de hauteur, et de 15 à 20 μ de largeur ; les spores ont de 8 à 12 μ de diamètre.

Avec le *galactose* on obtient dans les tubes ou les ballons de culture un mycélium très abondant comme dans le cas du glucose; les fructifications sont aussi représentées par des chlamydospores échinulées, puis par des sporanges et des œufs ; ces fructifications présentent sensiblement les mêmes dimensions que celles qu'on obtient avec le glucose.

Avec les sucres qui suivent et qu'on peut ranger dans la classe des glucosides, on obtient des résultats un peu différents.

Avec le *lactose* on a un mycélium peu abondant, constitué surtout par des filaments qui se dressent en petit nombre contre la paroi des tubes de culture ; les formes reproductrices qu'on observe au microscope sont des chlamydospores échinulées et des sporanges renfermant une vingtaine de spores ovales dont le diamètre varie de 8 à 11 μ; les tubes sporangifères sont très hauts ; ils atteignent jusqu'à 400 à 450 μ. Il n'y a pas d'œufs.

Avec le *saccharose*, les résultats sont identiques.

Avec le *maltose*, la spore donne un mycélium peu abondant

et les fructifications sont uniquement des chlamydospores échinulées dont le diamètre est de 18 à 20 μ. On ne trouve ni sporanges, ni œufs.

Avec le *raffinose* on obtient des chlamydospores et des sporanges avec spores arrondies; les tubes sporangifères ont de 350 à 400 μ, et leur plus grande largeur est de 12 à 15 μ. Il n'y a pas d'œufs.

Avec la *salicine* j'obtiens un mycélium très peu abondant; les fructifications sont représentées par des tubes sporangifères de 300 à 320 μ de hauteur, de 18 à 20 μ de largeur: les spores arrondies ont de 8 à 12 μ de diamètre; on trouve des chlamydospores de 16 à 20 μ de diamètre.

Dans les milieux gélosés où l'aliment nutritif est représenté par des matières amylacées, le résultat obtenu est différent, suivant que l'on emploie l'amidon ou la dextrine. On sait que cette dernière résulte de la transformation de l'amidon.

Dans les cultures à *amidon*, on obtient rapidement au bout de cinq à six jours un mycélium abondant, avec des filaments de grosseur normale dressés surtout contre les parois du tube; mais les seules fructifications obtenues sont des chlamydospores échinulées de 18 à 22 μ de diamètre; les sporanges et les œufs font défaut.

Dans les tubes de culture à *dextrine*, au contraire, le mycélium se présente avec le même aspect et la même abondance; mais les appareils reproducteurs présentent, en outre, des chlamydospores échinulées dont le diamètre est normal, des sporanges en assez grand nombre. Les tubes sporangifères ont une hauteur de 370 à 400 μ; leur plus grande largeur est d'environ 15 à 20 μ; les spores contenues dans le sporange globuleux sont arrondies et au nombre d'une vingtaine par sporange; elles ont un diamètre qui varie de 8 à 10 μ.

Les *alcools* peuvent constituer des aliments pour le *Mortierella polycephala*, mais il est à remarquer que le résultat des cultures est très variable suivant la constitution chimique de l'alcool employé et même suivant la structure moléculaire de ceux qui présentent la même constitution chimique.

Avec des alcools riches en carbone, le mycélium se développe assez bien; quand l'alcool en contient moins, le mycélium

est misérable et très réduit. J'ai observé les faits suivants :

Avec la *mannite*, le mycélium est assez développé, normal ; les filaments ont un diamètre ordinaire ; les chlamydospores échinulées, très nombreuses, apparaissent seules ; elles ont de 20 à 25 μ. Les sporanges et les œufs manquent.

Avec la *dulcite*, qui cependant présente la même composition chimique, j'obtiens un mycélium bien développé, assez abondant. Les fructifications qui apparaissent d'abord sont des chlamydospores échinulées, de 23 à 25 μ, puis des sporanges portés à l'extrémité de tubes sporangifères de 300 à 350 μ de hauteur, contenant de 20 à 25 spores ovales, de 9 à 12 μ de diamètre. Il n'y a pas d'œufs.

Avec la *quercite*, on obtient un mycélium peu abondant, présentant des stylospores et des sporanges. Les stylospores ont de 19-20 μ de diamètre ; les tubes sporangifères, hauts de 350 μ, renferment des spores arrondies de 7 à 10 μ de diamètre.

Des cultures faites avec de l'*érythrite* comme élément nutritif donnent un mycélium très bien développé ; mais comme fructifications, on y trouve ni sporanges, ni œufs, et les chlamydospores qu'on y rencontre en grande abondance ont des dimensions extrêmement variables, de 10 à 20 μ.

Dans un milieu *glycériné*, le mycélium bien développé donne naissance à des chlamydospores de 18 à 20 μ de diamètre ; on y trouve aussi des sporanges de 350 à 400 μ de hauteur et de 12 à 15 μ de largeur ; les spores arrondies ont un diamètre de 6 à 10 μ.

Pour étudier l'influence de l'*alcool éthylique*, je préparais d'abord le milieu gélosé peptonisé dans les mêmes proportions que précédemment ; je le stérilisais, puis, aseptiquement, le milieu étant maintenu liquide à 60°, j'y introduisais les proportions convenables d'alcool éthylique à 90°.

Dans une pareille culture, la végétation mycélienne est très misérable, les filaments peu nombreux présentent des chlamydospores et quelques œufs dont le diamètre peut aller de 250 à 600 μ.

On peut résumer les faits qui précèdent dans le tableau suivant :

	ALIMENT	MYCÉLIUM	APPAREIL reproducteur.	DIMENSIONS PRINCIPALES en μ.
Sucre fermentescible en C^6.	Glucose ..... Galactose....	Très abondant, remplissant rapidement les tubes de cultures. Filaments dressés.	Sporanges et œufs. Stylospores échinulées.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 400-450 μ. Plus grde largeur.. 12-20 μ. Spores arrondies.... 10-12 μ. Œufs..... 250-800 μ. Stylospores..... 18-20 μ. Stylospores..... 18-22 μ.
	Lévulose	Mycélium d'abord rampant, puis filaments dressés très nombreux.	Stylospores échinulées, sporanges, œufs.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 350-370 μ. Largeur..... 15-20 μ. Spores..... 8-12 μ. Œufs..... 250-800 μ.
Glucosides.	Salicine.....	Mycélium peu abondant.	Stylospores, sporanges, pas d'œufs.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 300-320 μ. Largeur..... 18-20 μ. Spores arrondies..... 8-12 μ. Stylospores..... 16-20 μ.
	Raffinose	Mycélium abondant.	Sporanges, quelques stylospores, pas d'œufs.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 350-400 μ. Largeur..... 12-15 μ. Spores arrondies.... 9-10 μ. Stylospores..... 16-20 μ.
	Maltose.....	Mycélium peu abondant.	Stylospores, ni sporanges ni œufs.	Stylospores..... 18-20 μ.
	Saccharose ..	Mycél. peu abondant constitué par des filam. dressés surtout contre la paroi du tube.	Stylospores et sporanges, pas d'œufs.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 400-500 μ. Largeur..... 12-18 μ. Spores ovales..... 8-11 μ. Stylospores..... 20-15 μ.
Matières amylacées.	Lactose	Mycélium peu abondant.	Sporanges et stylospores, pas d'œufs.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 400-450 μ. Largeur..... 12-18 μ. Spores ov. et arrond. 8-11 μ. Stylospores..... 20-25 μ.
	Amidon	Mycélium abondant.	Stylospores, sporanges.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 370-400 μ. Largeur..... 15-20 μ. Spores arrondies..... 8-10 μ. Stylospores..... 18-20 μ.
	Dextrine.....	Filam. dressés surtout contre les parois du tube.....	Stylospores, ni sporanges, ni œufs.	Stylospores..... 18-22 μ.
	Mannite.....	Mycélium peu abondant.	Stylospores, ni sporanges, ni œufs.	Stylospores..... 20-25 μ.
Alcools.	Dulcite.....	Mycélium bien développé,	Stylospores, sporanges.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 300-350 μ. Largeur..... 15-18 μ. Spores ovales..... 9-12 μ. Stylospores..... 23-25 μ.
	Quercite.....	Mycélium peu abondant.	Sporanges et stylospores.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 320-370 μ. Largeur..... 18-20 μ. Spores arrondies..... 7-10 μ. Stylospores..... 19-20 μ.
	Érythrite	Mycélium assez abondant.	Stylospores, ni sporanges ni œufs.	Stylospores..... 10-20 μ.
	Glycérine....	Mycélium assez abondant, dressé.	Sporanges, stylospores.	Tubes sporangifères: Hauteur..... 350-400 μ. Largeur..... 12-15 μ. Spores arrondies.... 6-10 μ. Stylospores..... 18-20 μ.
	Alcool éthyl.	Mycél. très réduit, filam. peu nombr.	Stylospores et quelques œufs.	Stylospores..... 18-20 μ. Œufs..... 250-600 μ.

Dans toutes ces expériences relatives à l'influence du milieu, les tubes de culture ont été stérilisés à l'autoclave en milieu neutre. De la sorte, le sucre n'a pas été modifié par la chaleur. Les cultures ont été suivies depuis l'ensemencement jusqu'au moment de l'apparition des fructifications.

L'observation de l'apparition des premiers filaments a permis de conclure que la germination se fait partout dans le même temps, sauf dans les cultures à alcool où elle est plus lente.

Dans ces cultures faites en tubes de Roux ou dans des ballons Pasteur, le mycélium apparaît généralement au bout de trente-six à quarante-huit heures.

L'examen du tableau précédent, qui résume les faits observés, permet donc de conclure ce qui suit :

1° Le mycélium du *Mortierella polycephala* se développe abondamment en présence du glucose, du galactose et du lévulose. Il se développe moins bien en présence des glucosides (salicine, lactose, saccharose, raffinose), et des alcools (mannite, érythrite, glycérine).

2° Le glucose, le lévulose et le galactose favorisent l'apparition des sporanges et la formation des œufs.

3° Il en est de même de l'alcool, cependant très nuisible en général au développement du champignon, puisqu'une dose de 5 p. 100, dans un milieu gélosé, empêche la végétation de se produire.

J'avais pensé à rapprocher ce résultat de celui que donnent le galactose, le glucose et le lévulose. Dans ces milieux, le *Mortierella polycephala* donne des sporanges et des œufs ; or ce sont des sucres directement fermentescibles. Et tout de suite une question se posait : la formation des œufs ne serait-elle pas précédée de la transformation de ces sucres en alcool et en gaz carbonique ? J'ai essayé de vérifier cette hypothèse en cultivant le *Mortierella polycephala* sur divers milieux (amidon, glucose, lévulose) : 1° dans le vide ; 2° dans le gaz carbonique.

Les résultats obtenus démontrent qu'il n'y a pas de fermentation de ces différents hydrates de carbone sous l'influence du *Mortierella polycephala* ; mes différentes analyses du milieu dans lequel s'est développé le champignon, ne donnent pas le droit de penser qu'il s'est formé de l'alcool pendant le dévelop-

pement. En tout cas, les différentes réactions chimiques qui permettent de déceler la présence de l'alcool, même en faible quantité, ne m'ont donné aucun résultat. La réaction du bichromate de potassium et de l'acide sulfurique, qui est assez sensible, réussit bien, mais comme elle a lieu en présence d'autres corps, tels que des aldéhydes, on ne peut rien en conclure. Tout au plus, peut-on affirmer que le *Mortierella polycephala* présente une singulière résistance à l'asphyxie. Il ne se développe pas, ou se développe très mal dans le vide où le mycélium apparaît comme un fin duvet à la surface du milieu nutritif et peut rester en cet état pendant plusieurs semaines sans produire de sporanges ou d'œufs. Plus tard, lorsqu'il est replacé dans les conditions normales, il peut continuer son développement avec une activité nouvelle, souvent très supérieure à celle qu'il présente habituellement et peut alors, selon le milieu, donner des sporanges ou des œufs.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans le travail qui précède, j'ai étudié les Mortiérellées à un double point de vue, et l'on peut résumer comme il suit les conclusions auxquelles je suis arrivé :

A. Au point de vue de la systématique, le nombre des espèces distinctes de *Mortierella* peut être très réduit.

J'ai décrit une variété nouvelle, que j'ai dénommée *Mortierella cannabis* et deux espèces nouvelles, *Mortierella canina* et *Mortierella raphani*.

B. Au point de vue de la biologie du *Mortierella polycephala* :

1° J'ai observé l'existence des zygospores et j'ai pu, en examinant de nombreuses cultures, en suivre la formation ;

2° J'ai déterminé par l'ensemencement d'une seule spore le caractère « homothallique » de l'espèce ;

3° J'ai constaté que la germination du *Mortierella polycephala* se fait plus rapidement et l'accroissement plus vite lorsque le volume d'air offert au champignon est plus grand. L'influence du volume des récipients est donc à considérer à ce point de vue ;

4° La température optima de germination est 27° pour le *Mortierella polycephala*, mais ce n'est pas la température optima pour la formation des sporanges et des œufs. Cette température se place entre 15 et 20° C. Au-dessous de 0° et au-dessus de 35°, la germination ne se fait pas, mais les spores et les stylospores ne sont pas tuées ; à 45° les spores et les stylospores sont tuées ;

5° Le *Mortierella polycephala* est sensible à l'action de la lumière. Il germe et s'accroît plus lentement à l'obscurité, mais les fructifications ne sont pas modifiées. Le développement à la lumière continue se fait plus vite. Il est d'autant plus rapide que l'intensité lumineuse est plus grande, mais alors l'appareil reproducteur est réduit uniquement à des stylospores ;

6° Parmi les radiations lumineuses de différentes longueurs d'onde, les radiations violettes et ultra-violettes semblent indispensables à la germination du champignon étudié, mais les autres radiations le laissent à peu près insensible. Le champignon *est plus sensible à l'intensité qu'à la longueur d'onde des radiations lumineuses* ;

7° Les rayons X ont sur la germination du *Mortierella polycephala* une action nettement retardatrice ; les cultures soumises aux rayons de Rœntgen se développent d'autant plus mal que l'action est plus prolongée ;

8° Les corps radio-actifs arrêtent la croissance du mycélium du *Mortierella polycephala* et empêchent la germination de la spore ; cette action est purement paralysante ;

9° Les rayons du radium provoquent l'apparition de kystes à l'intérieur des filaments ;

10° Les spores et le mycélium soumis à l'action du radium passent à l'état de vie latente ;

11° L'action de l' « émanation » du radium est plus nocive que celle du chlorure de radium. Elle arrête immédiatement la croissance du mycélium, provoque son enkystement et, si elle est suffisamment concentrée, peut empêcher la germination des spores ou des chlamydospores ;

12° La germination du *Mortierella polycephala* ne se fait pas dans une atmosphère desséchée, même lorsque le milieu nutritif est humide, s'il est protégé contre la dessiccation par un moyen quelconque. L'humidité de l'atmosphère a plus d'importance pour la croissance du champignon que l'humidité du substratum, quoique celle-ci ne soit pas à négliger ;

13° La croissance du champignon se fait très mal sous une pression de quelques millimètres et le *Mortierella* reste stérile. A 150 millimètres il se forme des sporanges et des chlamydospores. Les pressions supérieures à la pression atmosphérique gênent la croissance du mycélium sans l'empêcher. Les fructifications se font normalement ;

14° *L'influence du milieu nutritif est très importante* et je serais assez porté à la mettre en première ligne, avec la concentration et la température, pour l'explication de certains faits de la biologie du *Mortierella polycephala* ;

15° Dans un milieu nutritif liquide, le champignon pousse mal ; il se développe mieux sur un substratum solide ;

16° Sur les milieux solides dépourvus d'hydrates de carbone, le mycélium se développe plus ou moins suivant le milieu ; les fructifications sont représentées surtout par des sporanges ; il y a peu de stylospores. En revanche, les tubes sporangifères sont

richement ramifiés. Une nourriture appauvrie favorise la formation des sporanges, et comme j'ai toujours rencontré les zygospores en même temps que les sporanges, je considère que la formation des œufs est favorisée par une nourriture peu abondante ;

17° Parmi toutes les substances nutritives dont l'action se fait bien sentir dans le développement du *Mortierella polycephala*, il faut citer les *hydrates de carbone* ;

18° A la même dose d'aliment hydrocarboné, le développement des sporanges est favorisé par une faible teneur en eau de l'élément nutritif ;

19° La richesse en sucre du milieu nutritif favorise la formation des sporanges et des ramifications des tubes sporangifères. Au delà d'une concentration à 60 p. 100 de sucre, la germination n'a plus lieu ;

20° Parmi les différents hydrates de carbone, les sucres directement fermentescibles (glucose, galactose, lévulose) favorisent la formation des sporanges et des zygospores ;

21° Les autres hydrates (maltose, lactose, saccharose, raffinose) peuvent donner des sporanges et des chlamydospores et la forme des spores peut être différente suivant le cas : tantôt les spores sont arrondies, tantôt elles sont ovales ;

22° L'amidon, la dextrine et les alcools divers donnent des résultats variables ; avec l'alcool ordinaire, on peut obtenir des zygospores, mais le mycélium est très peu développé ;

23° Il résulte de mes expériences que le *Mortierella polycephala* se développe parfaitement dans une atmosphère complètement privée d'oxygène, pourvu que les conditions de température, de concentration, d'humidité et surtout de nourriture soient favorables. Le champignon fabrique probablement lui-même avec les éléments qu'il trouve dans le milieu, l'oxygène dont il peut avoir besoin. Cependant il ne produit pas la fermentation du glucose.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. — Mucorinées en général.

1. J.-B. Carnoy, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons. *Bull. de la Soc. Roy. de Belg.*, t. IX, n° 2, 1870.
2. J. Raulin, Études chimiques sur la végétation. Thèse Faculté des Sciences, Paris, 1870.
3. J. Klein, Zur Kenntniss des *Pilobolus*. *Jarhb. f. wissensch. Botanik.*, VIII, Heft 3, 1882.
4. De Bary et Woronine, Zur Kenntniss der Mucorineen. *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, 2e série, 1866.
5. Van Tieghem et Le Monnier, Recherches sur les Mucorinées. *Annales des Sc. nat. Bot.*, 5e série, t. XVII, 1873.
6. Ph. Van Tieghem, Nouvelles recherches sur les Mucorinées. *Annales des Sc. nat. Bot.*, 6e série, t. I, 1875.
7. Ph. Van Tieghem, Troisième mémoire sur les Mucorinées. *Annales des Sc. nat.*, 6e série, 1876.
8. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Leipzig, 1872 III et 1881 IV.
9. Brefeld, *Botanische Zeitung*, 15 sept. 1876.
10. G. Bainier, Observations sur les Mucorinées. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 6e série, XV, 1883.
11. — Sur les zygospores des Mucorinées. *Ibid.*
12. — Nouvelles observations sur les zygospores des Mucorinées. *Ann. des Sc. nat.*, t. XIX, 1884.
13. P. Vuillemin, Études biologiques sur les Champignons. *Bull. Soc. des Sc. de Nancy*, 2e série, t. VIII, fasc. XX, 1886.
14. Alf. de Wèvre, Le noyau des Mucorinées. *Bull. Soc. roy. bot. de Belg.*, t. XXX, 1891.
15. P. A. Dangeard, *Le Botaniste*, 1890-1895.
16. — et M. Léger, Recherches sur la structure des Mucorinées. *C. R. Acad. des Sc.*, 19 févr. 1894.
17. — et M. Léger, La reproduction sexuelle des Mucorinées. *C. R. Acad. des Sc.*, 5 mars 1904.
18. M. Léger, Recherches sur la structure des Mucorinées. Thèse de la Faculté des Sciences, Paris, 1895.
19. P.-A. Dangeard, La théorie de la sexualité. *Le Botaniste*, 6e série, Poitiers.
20. — L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante. *Le Botaniste*, 6e série, mars 1898.
21. L. Matruchot, Sur une propriété particulière du protoplasma chez une Mucorinée, et sur une propriété générale des pigments bactériens et fongiques. *Miscellanées biologiques, dédiées au professeur Giard*, Paris, 1899.
22. — Une Mucorinée purement conidienne, *Cunninghamella africana*. *Annales mycologicæ*, 1903.
23. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Iéna, 1896.
24. — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, *Sporodinia grandis*. *Jahrb. f. wiss. Botanik*, XXXII, Heft 1, 1898.

25. Alfr. Lendner, Des influences combinées de la lumière et du substratum sur le développement des Champignons. *Ann. des Sc. nat.*, 8e série, t. III, 1897.
26. De Bary et Woronine, Zur Kenntnis der Mucorineen (Beit. z. Morphologie und Physiologie der Pilze, II, 1866).
27. Fr. Siebenmann, Die Fadenpilze *Aspergillus flavus, niger und fumigatus, Eurotium repens und ihre Beziehungen zur otomicosis aspergillina*, Wiesbaden, 1883.
27 *bis*. Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze, Helsingfors, 1890.
28. H. Bachmann, Einfluss der äusseren Bedingungen auf die Sporenbildung von *Thamnidium elegans* Link. Lucerne, 1895.
29. Dr G. Bohn, Influence des rayons du radium sur les œufs vierges et fécondés et sur les premiers stades du développement. *C. R. Acad. des Sc.*, 1903.
30. Fr. Blakeslee, Sexual reproduction. *Proc. Amer. Ac. Arts and Sc.*, vol. XL, n° 4, 1904.
31. — Zygospores germination. *Annales mycologicæ*, vol. IV, 1, 1906.
32. — Différenciation of sex in thallus gametophyte and sporophyte. *The Botanical Gaz.*, 1906.
33. — Zygospores and sexual strains in the common tread mould, *Rhizopus nigricans. Science*, XXIV, 1906.

II. — Mortiérellées.

34. Coemans, Quelques Hyphomycètes nouveaux. *Bull. Soc. roy. Acad. de Belg.*, 2e série, XV, 1863.
35. Dr C. O. Harz, *Bull. Soc. impér. nat. Moscou*, XLIV, 1871.
36. Van Tieghem et Le Monnier, Recherches sur les Mucorinées. *Ann. des Sc. nat.*, 5e série, XVII, 1873.
37. Van Tieghem, Nouvelles recherches sur les Mucorinées. *Ibid.*, 6e série, I, 1875.
38. Van Tieghem, Troisième mémoire sur les Mucorinées. *Ibid.*, IV, 1876.
39. Sorokine, Ueber die Wirkung des Lichtes auf der Pilze. *Arbeit. d. naturf. Ges. Kasan*, 1874.
40. Brefeld, *Mortierella Rostafinskii. Sitz. Ges. naturf. Fr.* Berlin, 1876.
41. J. Therry et Thierry, Nouvelles espèces de Mucorinées du genre *Mortierella. Revue mycolog.*, 1882.
42. W. B. Grove B. A. New or Noteworthy fungi, *Journ. of Botany*, 1885.
43. Costantin, Sur un nouveau Mortierella. *Bull. Soc. mycol. de France*, 1888.
44. A. L. Smith, New or rare British fungi. *Journ. of Botany*, XXXVI, 1897.
45. H. Bachmann, Beiträge zur Physiologie der Pilze. *Jahrb. für wissensch. Botanik*, 1900.
46. Matruchot, Sur une structure particulière du protoplasma chez une Mucorinée. *Miscellanées biolog.*, 1900.
47. Oudemans et Koning, Phycomycètes nouveaux. *Arch. néerlandaises des Sc. ex. et nat.*, 2e série, VII, 1902.
48. Elie Marchal, Champignons coprophiles de Belgique. *C. R. Soc. roy. Bot. Belgique*, t. XXIX.
49. J. Dauphin, Influence des rayons du radium sur le développement et la croissance des champignons inférieurs (*C. R. Ac. des Sc.*, 1904).
50. — Sur l'appareil reproducteur des Mucorinées (*C. R. Ac. des Sc.*, 1904).
51. — Nouvelles recherches sur l'appareil reproducteur des Mucorinées *C. R. Ac. des Sc.*, 1905).

RECHERCHES ANATOMIQUES SUR L'EMBRYON ET LA GERMINATION DES CANNACÉES ET DES MUSACÉES

Par M. C.-L. GATIN

HISTORIQUE

Il semble bien que, jusqu'ici, on se soit peu occupé d'étudier l'embryon et la germination des Scitaminées et c'est surtout dans des travaux d'ordre général qu'il faut rechercher des documents se rapportant à ce grand groupe de végétaux.

Gaertner (1), en 1788, a donné une figure du fruit, de la graine et de l'embryon du *Musa sapientium* (2).

Il décrit d'autre part (3) cet embryon de la façon suivante : « Embryo parvus, in medio albuminis locatus, luticeus, fungiformis ; pileolo orbiculato, planiusculo, centrali ; pedunculo subconico, crasso, brevi, versus umbilici foramen directo. »

Il donne également une figure du fruit, de la graine et de l'embryon du *Canna indica* (4) et fait, ainsi qu'il suit, la description de cet embryon (5) : « Embryo oblongus, cavitati albuminis respondens, lacteo albicans. *Cotyledon* sublanceolata, crassa, carnosa, subinflexa. *Radic.* teretiuscula, basi incurva, centripeta. »

Avec le début du XIXe siècle, nous voyons se produire, au sujet de la signification morphologique des diverses parties de

(1) Gaertner, *De fructibus et seminibus plantarum*. Stuttgart, 1788.
(2) *Loc. cit.*, pl. XI.
(3) *Loc. cit.*, t. I, p. 29.
(4) *Loc. cit.*, pl. XII.
(5) *Loc. cit.*, t. I, p. 37.

l'embryon, de retentissantes discussions. Pour soutenir leurs opinions, les auteurs publient un grand nombre de figures dont quelques-unes se rapportent aux Cannacées et aux Musacées.

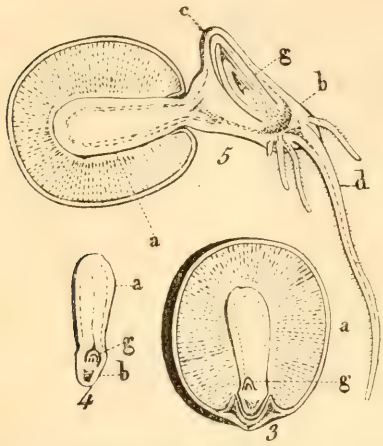


Fig. 1. — *Canna indica* L. (figure de L. Cl. Richard). — 3, coupe longitudinale de la graine ; 4, coupe longitudinale de l'embryon ; 5, coupe longitudinale d'une graine en germination ; *a*, cotylédon ; *g*, gemmule ; *b*, radicule ; *c*, coleoptile ; *d*, première racine.

L. Cl. Richard (1) est d'avis que, chez les plantes Monocotylédones, l'extrémité radiculaire de l'embryon, qu'il appelle radicule, ne devient pas elle-même la première racine, celle-ci se produit en son intérieur sous forme d'un point végétatif ou tubercule qui perce le tissu qui le sépare de l'extérieur au moment où il se développe.

C'est ce qui est visible sur la figure de cet auteur que nous reproduisons ci-contre (fig. 1) et qui représente la germination du *Canna indica*. De Mirbel (2) est d'un avis tout opposé. Pour lui, il n'y a pas de tubercule radiculaire endogène. Il publie à ce sujet un grand nombre de figures parmi lesquelles une représente l'embryon et la germination du *Canna indica*, une autre les embryons du *Ravenala madagascariensis* et du *Musa coccinea* (fig. 2).

Toutes ces figures ne nous renseignent que d'une façon approximative sur les limites exactes des différentes parties des embryons considérés, mais il semble cependant, au moins dans le cas du *Canna*, que les idées de Mirbel soient celles qu'il ait été le plus logique d'admettre à cette époque.

En 1832, A. de Jussieu (3) apporte sur l'histoire de la forma-

(1) L.-C. Richard, *Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédonés* (Ann. du Muséum, t. XVII, 1811, p. 223-251 et 442-487).

(2) Mirbel, *Examen de la division des végétaux en Endorhizes et Exorhizes* (Ann. du Muséum, t. XVI, 1810, p. 419-458, 6 pl.).

(3) A. de Jussieu, *Mémoires sur les embryons monocotylédonés* (Ann. des Sc. nat., 2e série, t. XI, 1839, p. 341-361, avec la pl. XVII).

tion de l'embryon chez le *Canna speciosa*, des observations nouvelles qui établissent surtout que la gemmule, d'abord à

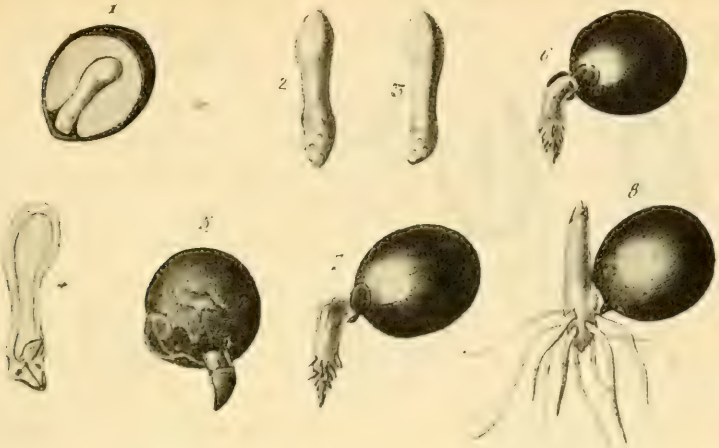


Fig. 2. — *Canna indica* (figures de Mirbel). — 1, coupe longitudinale de la graine; 2 et 3, embryon retiré du périsperme; 4, le même embryon coupé dans sa longueur; 5, graine commençant à germer; la radicule a percé les enveloppes de la graine, sa superficie se déchire; 6, graine, dont la germination est plus avancée; 7-8, germinations plus avancées.

nu, se trouve recouverte ensuite petit à petit par le tissu cotylédonaire (fig. 3).

De Jussieu admettait que ce sont les bords de la feuille cotylédonaire qui s'accroissent ainsi et qui, finalement, viennent s'accoler, séparés seulement par une fente que l'on remarque chez tous les embryons monocotylédonés.

Fig. 3. — États successifs de développement de l'embryon du *Canna speciosa*; E, embryon mûr. (Figure de A. de Jussieu.)

En 1856, Hermann Schacht (1) publie son traité d'anatomie dans lequel il défend cette manière de voir que les monocotylédones n'ont pas de racine principale et donne, entre autres exemples, la germination du *Strelitzia*, qui, selon lui, germe avec une seule racine latérale.

1 Hermann Schacht, *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse*. Berlin, 1856.

L'année 1867 voit apparaître un travail de Wittmack (1), consacré à l'histoire du *Musa ensete* Gmel., et qui ne nous apporte pas beaucoup de renseignements nouveaux sur l'embryon et la germination de cette espèce. Il y est surtout question de l'allongement de la partie moyenne du cotylédon au moment de la germination et de la formation d'une gaine cotylédonaire (fig. 4).

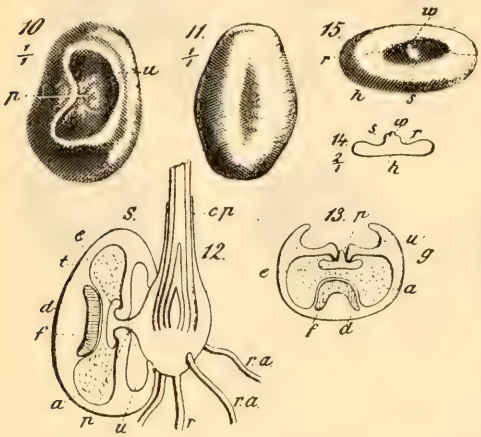


Fig. 4. — Embryon et germination du *Musa ensete* Gmel. (figure de Wittmack); *10* et *11*, graine; *12*, embryon germant, coupe longitudinale; *13*, coupe longitudinale d'une graine; *S*, graine; *a*, albumen; *c.p*, gaine cotylédonaire; *d*, partie épaissie du tégument; *e*, embryon, *p*, fossette dans le hile; *r*, racine principale; *r,a*, racines latérales; *14-15*, embryon isolé (grossi); *h*, chapeau; *s*, pétiole; *w*, mucron; *r*, fossette circulaire.

Signalons encore un travail de Overhage (2) qui a trait principalement à l'étude de l'albumen, et un mémoire de Maria Lewis (3) où il est surtout question de la nervation et de quelques faits de grosse anatomie des premières feuilles se rapportant à un certain nombre d'embryons monocotylédonés et notamment au *Canna patens*.

Nous arrivons ainsi au seul travail important qui ait été publié sur l'anatomie et la germination de la plantule des Scitaminées. Ce travail a été fait à Buitenzorg par M. Tschirch (4), et, malgré son titre général, il n'apporte surtout de faits nouveaux qu'en ce qui concerne les Musacées, les Zingibéracées et les Cannacées.

(1) Wittmack, *Musa ensete, ein Beitrag zur Kenntniss der Bananen* (In Diss. Halle, 1867).

(2) Carl Overhage, *Anatomische Untersuchung und Keimungsgeschichte der Samen von Canna und Musa* (In Diss. Erlangen, 1887).

(3) Maria Lewis, *Bidrag till hjerthladets anatomi hos Monocotyledonernå* (Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens. Handlingar, XII, Bandet III, Afdel, n° 3, 1887).

(4) Tschirch, *Physiologische Studien über die Samen, inbesondere die Saugorgane derselben* (Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, t. IX, 1891, p. 143-183).

M. Tschirch y a donné, de l'embryon du *Musa ensete*, une figure qui montre cet embryon comme possédant une gemmule séparée de l'extérieur par une gaine cotylédonaire ou coléoptile et une radicule composée d'un triple point végétatif. J'ai reproduit (1) cette figure et j'ai montré quelle était la signification de ce triple point végétatif. En réalité on découvre, dans l'extrémité radiculaire de cet embryon, le cylindre central de la radicule et les racines latérales en formation. Ce sont ces divers corps qui apparaissent plus sombres sur des coupes grossières examinées à la loupe, telles que les représentent les dessins de Mirbel et de Cl. Richard et ce sont eux aussi qui forment le triple point végétatif de M. Tschirch. De chaque côté et vers la pointe du cylindre central de la radicule on peut distinguer, mais seulement sur des coupes très minces examinées au microscope, l'écorce et la coiffe de cette radicule séparées de l'extérieur par quelques assises lui constituant une gaine radiculaire, qui est exfoliée au moment de la germination.

Comme autres représentants de la famille des Musacées, M. Tschirch a étudié le *Strelitzia Reginæ* et le *Ravenala madagascariensis*. Les embryons de ces deux espèces sont figurés schématiquement et, là encore, la partie sombre

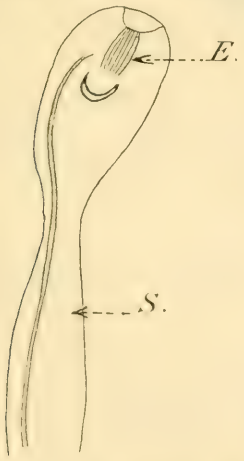


Fig. 5. — *Strelitzia Reginæ*. Coupe longitudinale de l'embryon (d'après le schéma de M. Tschirch). — E, embryon « dans le sens restreint » ; S, organe de succion.

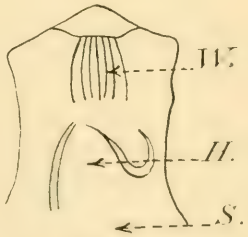


Fig. 6. — *Ravenala madagascariensis*. Coupe longitudinale de l'embryon (d'après le schéma de M. Tschirch). — W, racine ; H, partie moyenne, « cou » de l'embryon ; S, suçoir.

située vers l'extrémité radiculaire de l'embryon est consi-

1) C.-L. Gatin, *Sur la radicule embryonnaire du Musa ensete* Gmel. (Bull. de la Soc. bot. de France, t. LIII, 1906, p. 638-640, 1 pl.).

dérée par M. Tschirch comme constituant la radicule. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de cette interprétation (fig. 5 et 6).

Les mêmes remarques s'imposent encore au sujet de l'embryon du *Canna spectabilis* que M. Tschirch a étudié avec soin et dont il a donné un schéma qui est reproduit ci-contre (fig. 7).

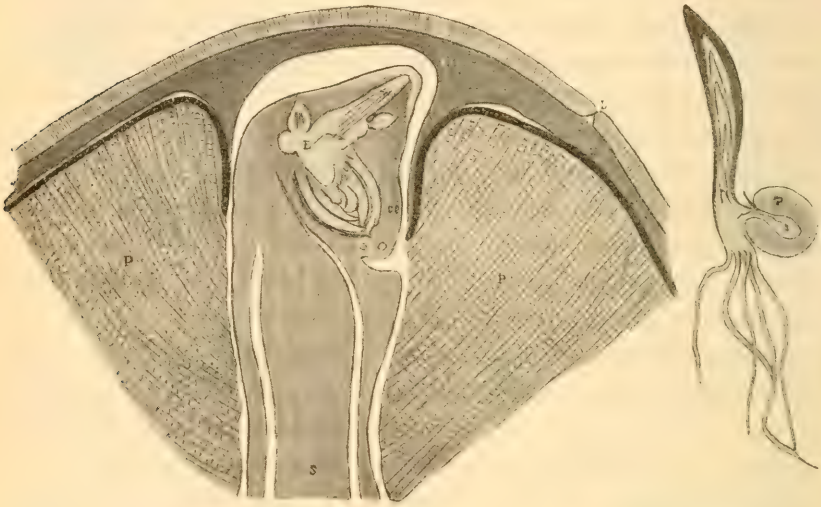


Fig. 7. — *Canna spectabilis* (figure de M. Tschirch). — 18. Partie supérieure de la graine en coupe longitudinale. P, périsperme ; S, organe de succion ; E, embryon « dans le sens restreint » ; L, cavité dans le tégument de la graine. — 19. Coupe d'une germination du même (figure de M. Tschirch) ; *c*, coléoptile ; *p*, périsperme ; *s*, suçoir.

D'une façon plus générale, M. Tschirch admet, comme l'admettait L.-C. Richard, que la radicule est incluse dans le tissu cotylédonaire, en un mot, qu'elle est endogène. De plus, pour lui, la coléoptile représente la gaine du cotylédon, la partie moyenne de l'embryon, son pétiole, et le suçoir son limbe.

Il est encore de toute nécessité, pour clore cette revue bibliographique, de signaler un travail publié en 1896 par M. Schlickum (1), qui nous renseigne surtout sur la nervation du cotylédon et des premières feuilles végétatives et sur quelques différences anatomiques existant entre ces organes ayant atteint

(1) Schlickum, *Morphologischer und Anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblatter der Keimpflanzen von Monokotylen* (Bibliotheca Botanica, Heft 35, Stuttgart, 1896).

leur complet développement chez une espèce de *Canna*.

En somme, l'idée que nous pouvons, à la suite de ces divers travaux, nous faire de la structure de l'embryon et de la plantule des Cannacées et des Musacées reste assez obscure. Nous n'avons aucune idée précise sur le mode intime de croissance de chacune des diverses parties de l'embryon, pas plus que sur la structure de la radicule embryonnaire, dont l'origine endogène n'a été établie par L.-C. Richard et par M. Tschirch que sur des documents incomplets ou entachés d'erreurs.

Les résultats nouveaux que j'ai obtenus antérieurement en étudiant l'embryon et la germination, dans la famille des Palmiers (1) qui, cependant, avait déjà fait l'objet d'un nombre considérable de travaux de grande valeur, m'ont encouragé à aborder l'étude du groupe des Scitaminées, beaucoup moins connu. Ce sont les premiers résultats de ces recherches, effectuées au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne sur les Cannacées et les Musacées, que je me propose d'exposer ici.

Je tiens à adresser mes plus vifs remerciements aux personnes qui ont bien voulu me procurer les graines qui m'ont permis d'entreprendre ce travail et en particulier à MM. Costantin, professeur au Muséum d'histoire naturelle ; Treub, directeur du département de l'Agriculture de Java ; J. C. Willis, directeur des jardins botaniques royaux de Peradenyia.

D'autre part, M. Costantin a bien voulu me faire réserver, dans les serres du Muséum, un petit espace où j'ai pu, grâce au concours dévoué du personnel du jardin, effectuer mes germinations.

OBSERVATIONS NOUVELLES

I. — CANNACÉES.

Canna.

Les diverses espèces de *Canna* que nous avons eu l'occasion d'étudier sont tellement voisines les unes des autres qu'il n'y a

(1) C.-L. Gatin, *Recherches anatomiques et chimiques sur la germination des Palmiers* (Ann. des Sc. nat. Bot., 9e série, t. III, 1906, p. 191-315, 58 fig., 11 pl.).

pas lieu de les séparer dans la description qui va être faite. Ce que nous allons dire s'applique donc aux diverses espèces qui ont été examinées, c'est-à-dire : *Canna indica* L., *Canna coccinea* A, *Canna Warszewicki* Dietr.

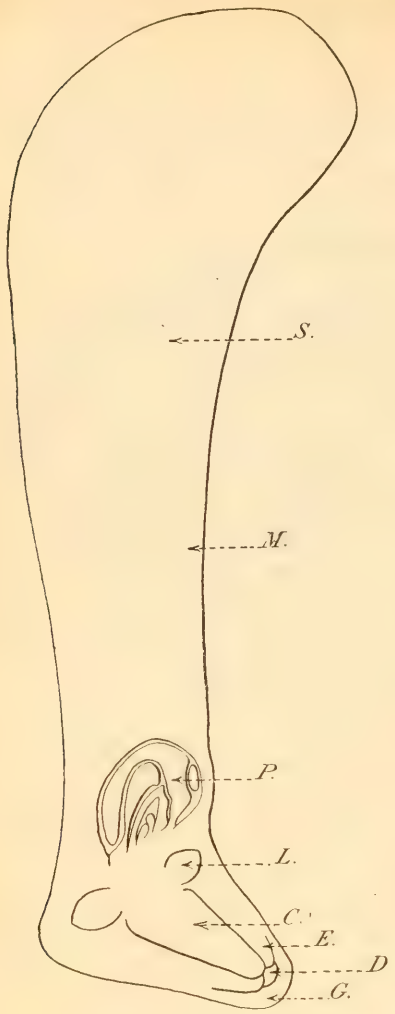


Fig. 8. — Embryon de *Canna indica* L. (Coupe longitudinale schématique.) Grossi 18 fois. — S, suçoir ; M, partie moyenne de l'embryon ; P, gemmule ; L, racine latérale ; C, cylindre central de la première racine ; F, écorce de la première racine ; D, coiffe de la première racine ; G, gaine radiculaire.

Embryon.

L'embryon (fig. 8) est de forme allongée, il est terminé, du côté opposé au micropyle, par une partie renflée en massue, qui est le suçoir ou cotylédon. Celui-ci se continue par une partie plus étroite (M, fig. 8), que M. Tschirch appelle le cou (Hals), puis par une partie élargie, dans laquelle se trouvent la gemmule et la radicule.

La gemmule se compose de deux feuilles bien différenciées ; on peut observer, vers sa base, de nombreuses racines latérales (dix à douze en général), dont on distingue déjà la coiffe, l'écorce et le cylindre central, et qui ont commencé à digérer les tissus qui les séparent de l'extérieur.

Le cylindre central de la radicule est bien visible, et c'est lui qui se trouve désigné par la lettre W (Wurzel = racine) sur le schéma que donne M. Tschirch (fig. 7) de l'embryon du

Canna spectabilis. Il est en effet très visible, à cause de l'allongement et de l'étroitesse des éléments qui le composent. De chaque côté se trouve l'écorce, figurée, sur le schéma de M. Tschirch, avec la même teinte grise que l'ensemble du cotylédon. Cette écorce est bien visible sur une coupe longitudinale ou sur une coupe transversale de la radicule embryonnaire, à cause de l'orientation très régulière de ses éléments dans le sens radial. L'écorce est limitée vers l'extérieur par une assise pilifère très nette. Si on la suit en s'éloignant du point végétatif, on voit qu'elle vient se terminer au contact de cellules qui font partie du tissu cotylédonaire, et qui constituent la troisième assise de cellules au-dessous de l'épiderme général de l'embryon.

A l'extérieur de la pointe du cylindre central de la radicule se trouve une coiffe nette, séparée de l'extérieur, de même que les parties latérales de la radicule, par plusieurs assises de cellules qui sont semblables à celles qui constituent l'ensemble de l'embryon, c'est la coléorhize ou gaine radiculaire. Le tout est recouvert par l'épiderme général de l'embryon, qui perd sa régularité à l'extrémité radiculaire, où l'on retrouve la trace du suspenseur.

Parfois, l'assise pilifère n'apparaît nettement qu'à une certaine distance à droite et à gauche du point végétatif. Cela dépend vraisemblablement de l'état de maturité de l'embryon.

La plus grande partie de cet embryon est formée, avons-nous dit, par le suçoir, dont la structure présente certaines particularités intéressantes.

Ce suçoir est formé par un tissu qui, serré à la périphérie, est lâche au centre de l'organe où il est formé de cellules sphériques, laissant entre elles de nombreux méats.

Il est parcouru par des faisceaux libéro-ligneux qui, peu nombreux au sommet, deviennent, par bifurcation, plus nombreux au point où le cotylédon est le plus large. Ils restent à une faible profondeur, dans l'intérieur du suçoir. Leur nombre diminue ensuite dans la partie moyenne : les uns disparaissent par extinction, d'autres s'anastomosent avec leurs voisins. Enfin, ils s'enfoncent dans l'intérieur des tissus pendant que leur nombre décroît de plus en plus et ils finissent par se disposer

suivant un arc de cercle, disposé dans le même sens que celui que forment les faisceaux de la première feuille de la gemmule (fig. 9 et 10). Plus bas, ces faisceaux passent un à un dans la

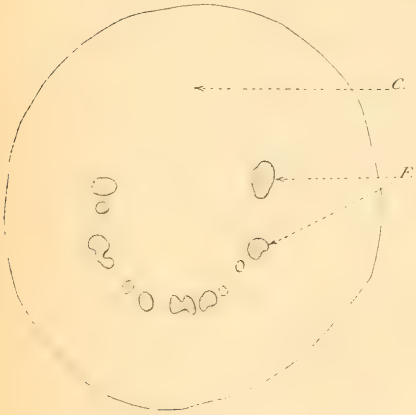


Fig. 9. — Coupe transversale d'un embryon de *Canna indica* au-dessus de la gemmule. — C, cotylédon; F, faisceaux libéro-ligneux orientés en arc de cercle.

Fig. 10. — Coupe transversale d'un embryon de *Canna indica* au niveau de sa gemmule. — G, cotylédon; F, faisceaux libéro-ligneux orientés en arc de cercle; 1-2, feuilles successives de la gemmule.

radicule, en commençant par ceux qui se trouvaient dans la partie médiane de l'arc de cercle.

Tout l'embryon est entouré par son épiderme régulier, palissadique. Ces palissades sont surtout marquées vers la partie supérieure de l'embryon.

Morphologie de la germination.

Il n'y a pas lieu d'insister longuement sur la morphologie externe de la plantule qui a été décrite par de Mirbel et L.-C. Richard. La germination débute par l'allongement de la partie moyenne de l'embryon, ce qui amène à l'extérieur de la graine son extrémité radiculaire, puis cet allongement ayant cessé, la gemmule et la radicule se développent (fig. 11), celle-ci accompagnée bientôt de nombreuses racines latérales qui ne se distinguent pas, par leur aspect extérieur, de la première

racine. La première feuille enveloppe toutes les autres et se trouve elle-même entourée par une expansion de la gaine du cotylédon, lui formant une sorte de ligule (*l*, fig. 11). Le sommet du cotylédon grossit légèrement en suçant l'albumen

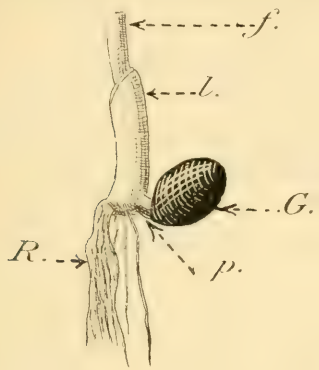


Fig. 11. — *Canna*, jeune plantule (grandeur naturelle). — G, graine ; R, racines ; *p*, pétiole du cotylédon ; *l*, ligule du cotylédon ; *f*, première feuille.

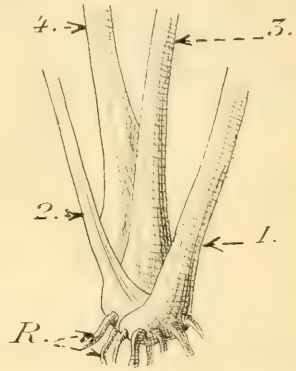


Fig. 12. — *Canna coccinea*. Base d'une jeune plante dont le cotylédon est tombé (grandeur naturelle). — 1, 2, 3, 4, pétioles des feuilles successives ; R, racines latérales.

de la graine. Plus tard, le cotylédon, son pétiole et la gaine se se flétrissent et tombent en entraînant le tégument de la graine. L'ensemble de la base des feuilles grossit et se fixe au sol par de nombreuses racines latérales, dont la grosseur n'est pas supérieure à celle de la première racine (R, fig. 12).

Anatomie de la plantule.

Le début de la germination est marqué par l'allongement de toutes les cellules qui forment la partie moyenne ou cou de l'embryon. Ces cellules, qui étaient isodiamétriques, deviennent très allongées dans le sens longitudinal et cela suffit à produire un allongement de l'ensemble.

C'est par le même processus que le suçoir acquiert des dimensions plus considérables. Dans aucun de ces deux cas, des cloisonnements ne se produisent pour concourir à l'augmentation de volume des organes considérés.

L'ensemble de l'extrémité radiculaire augmente également de volume, puis le collet cessant de s'éloigner de la graine, la gemmule et la radicule se développent.

La radicule, dont la différenciation est achevée dans l'embryon non germé, s'allonge et apparaît au dehors en exfoliant sa gaine. Les racines latérales se développent, au contraire, par digestion. La gemmule s'allonge de son côté et le tissu qui l'entoure prolifère autour d'elle, lui formant une gaine ascendante.

Elle finit par s'échapper par la fente cotylédonaire.

II. — MUSACÉES.

1. Ravenala.

Ravenala madagascariensis Sonnerat.

EMBRYON.

Chez cette espèce l'embryon, de forme assez peu régulière, se compose d'une partie étroite tournée vers le micropyle et d'une partie plate ou renflée en massue qui forme la plus grande partie de sa masse. Dans la partie micropylaire se trouvent enfermées la gemmule et la radicule, alors que la partie renflée constitue

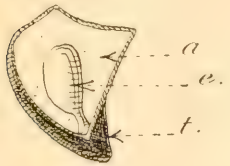


Fig. 13. — *Ravenala madagascariensis* Sonnerat. Coupe longitudinale dans une graine (Grossi 2 fois). — *a*, albumen; *t*, tégument; *e*, embryon.

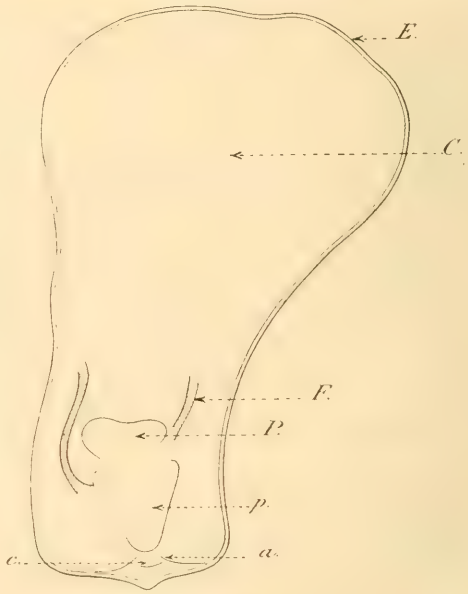


Fig. 14. — *Ravenala madagascariensis* Sonnerat. — Coupe longitudinale schématique de l'embryon. — E, épiderme général; C, cotylédon; F, faisceaux du cotylédon; P. gemmule; *p*, cylindre central de la radicule; *a*, écorce de la radicule; *c*, coiffe de la radicule.

le suçoir, parcouru par des faisceaux libéro-ligneux. L'axe de la gemmule et celui de la radicule ne sont pas dans le prolongement

l'un de l'autre, mais forment entre eux un angle de 150° environ. Le cylindre central de la radicule est bien développé et plus ou moins bien distinct de l'écorce, limitée elle-même à l'extérieur par une assise pilifère nette. Cette assise pilifère se raccorde avec la seconde ou la troisième des assises de cellules situées au-dessous de l'épiderme général de l'embryon.

Dans la figure de M. Tschirch reproduite plus haut, c'est le cylindre central de la radicule que représente la partie hachée désignée par la lettre W (Wurzel = racine).

Les premiers cloisonnements de la coiffe sont visibles à l'extérieur de la pointe de la radicule, et cette coiffe est elle-même recouverte par un massif de cellules à parois un peu plus épaisses et disposées irrégulièrement. Enfin, tout ceci est limité vers l'extérieur par l'épiderme général de l'embryon, interrompu, vis-à-vis de la pointe de la radicule, par une assise irrégulière de cellules marquant la place du suspenseur. La gemmule ne se compose guère que d'une feuille différenciée, entourant le cône végétatif. Le cotylédon est parcouru par des faisceaux libéro-ligneux peu nombreux dans la partie supérieure du cotylédon et disposés régulièrement à la périphérie de cet organe ; ils se rapprochent vers le centre et prennent, à la base de la partie renflée de l'embryon, une disposition symétrique par rapport à un plan, ce plan passant par l'un des faisceaux libéro-ligneux qui apparaît comme la nervure médiane de la feuille cotylédonaire. La gemmule, étant recourbée, a sa pointe

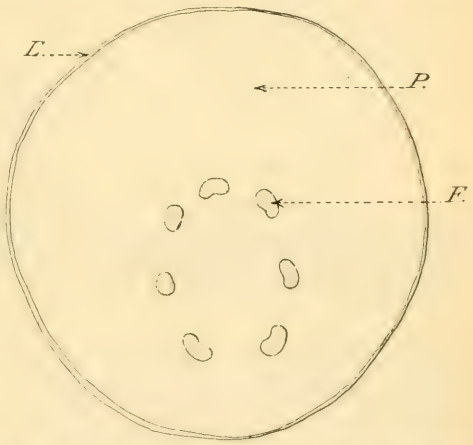


Fig. 15. — Coupe transversale schématique dans la partie moyenne de l'embryon de *Ravenala madagascariensis* Sonnerat. — E, épiderme général de l'embryon : P, parenchyme cotylédonaire : F, faisceaux libéro-ligneux du cotylédon montrant une disposition symétrique par rapport à un plan, ce plan de symétrie passant par le faisceau médian.

séparée de l'extérieur par une fente, tapissée par un épiderme se reliant à l'épiderme général de l'embryon. La plus grande partie des faisceaux libéro-ligneux du cotylédon se groupent en arc de cercle derrière la base de la gemmule dans les feuilles

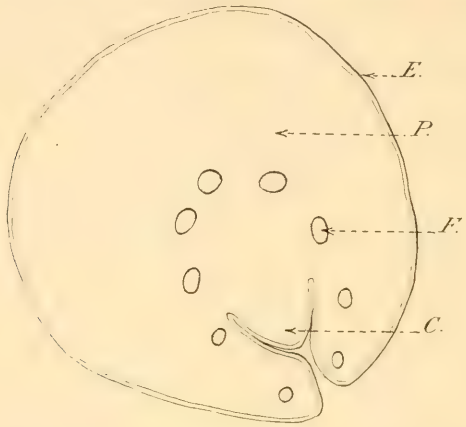


Fig. 16. — Coupe transversale schématique de l'embryon de *Ravenala madagascariensis* Sonnerat, au niveau de la gemmule. — E, épiderme général de l'embryon; P, parenchyme cotylédonaire ; F, faisceaux libéro-ligneux du cotylédon ; C, gemmule.

de laquelle ils envoient des branches, et pénètrent dans la radicule. Deux d'entre eux traversent les lèvres de la fente cotylédonaire devant la gemmule, se recourbent au-dessous de celle-ci et pénètrent dans la radicule.

Le parenchyme cotylédonaire est formé de cellules assez grandes, polygonales, isodiamétriques, et ne laissant pas entre elles de méats. Elles sont de plus petite taille, mais de forme à peu près semblable, dans les portions du cotylédon qui environnent la gemmule et la radicule.

L'ensemble est entouré, ainsi qu'il a été dit plus haut, par l'épiderme général de l'embryon qui, formé de cellules peu allongées à la partie supérieure de celui-ci, devient au contraire palissadique dans ses parties moyenne et inférieure.

Morphologie de la germination.

La germination est admotive. Il se forme, tout contre la graine, un renflement d'où s'échappent successivement la

première racine et la gemmule. Ce renflement est d'ailleurs peu marqué.

La germination est ligulée, c'est-à-dire qu'en se développant,

Fig. 17. — *Ravenala madagascariensis* Sonnerat. 2/3 grandeur naturelle. — I, II, III, stades successifs de la gemination. — G, graine ; R, racine principale ; *f*, première feuille ; *l*, gaine ascendante ou ligule du cotylédon ; *r*, racines latérales.

la gemmule entraîne avec elle une gaine ascendante qui prolifère autour d'elle. De nombreuses racines latérales se produisent ensuite, dont le diamètre est plus petit que celui de la première racine. Elles sont toutes munies, de même que celle-ci, de poils absorbants.

Anatomie de la plantule.

Le début de la germination est marqué par l'allongement de la partie moyenne de l'embryon, qui a pour effet de faire apparaître hors de la graine l'extrémité radiculaire de celui-ci. L'allongement de la partie moyenne de l'embryon se produit grâce à l'allongement de chacune des cellules qui le forment. Il cesse bientôt, l'extrémité radiculaire de l'embryon se renfle et la radicule en sort en exfoliant les assises de cellules qui le séparent de l'extérieur. Cette exfoliation est très visible sur une coupe longitudinale faite dans une jeune plantule. On voit, ainsi que le représente le schéma ci-contre (fig. 18), l'épiderme

général de l'embryon relevé et exfolié, de même que les deux assises de cellules sous-jacentes.

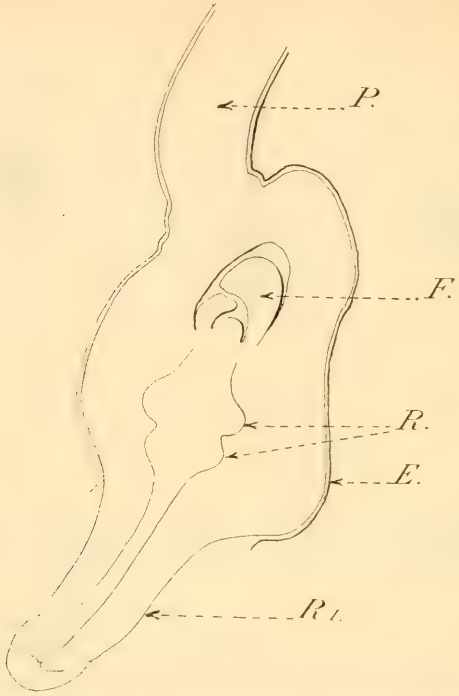


Fig. 18. — Coupe longitudinale schématique d'un embryon de *Ravenala madagascariensis* Sonnerat au début de sa germination. — P, pétiole du cotylédon; F, gemmule ; R, racines latérales ; R_1, racine principale qui a exfolié sa gaine ainsi que l'épiderme général de l'embryon E.

La gemmule se développe au-dessous des bords de la fente cotylédonaire qui, proliférant autour d'elle, lui forme une gaine ascendante au ligule.

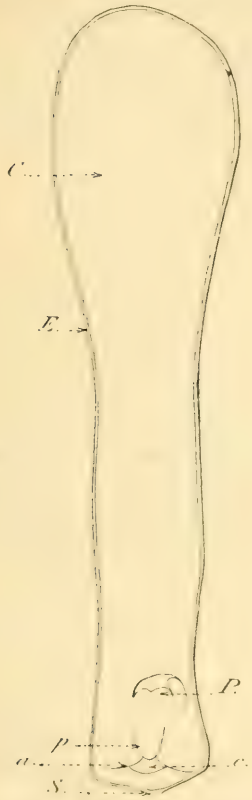
2. Strelitzia.

Strelitzia augusta Thunb.

Embryon.

L'embryon est très allongé et renflé en massue vers celle de ses extrémités qui est la plus éloignée de la radicule. Cette extrémité représente le cotylédon. La partie la plus étroite, dirigée vers le micropyle, contient la gemmule et la radicule,

qui ne sont pas dans le prolongement l'une de l'autre, mais dont les axes forment entre eux un angle de 150° environ. Cette partie de l'embryon est très différenciée. On distingue



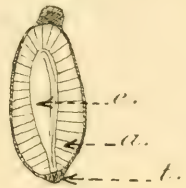


Fig. 19. — Coupe longitudinale dans une graine de *Strelitzia augusta* Thunb. (Grossi de un tiers). — *e*, embryon ; *a*, albumen ; *t*, tégument de la graine.

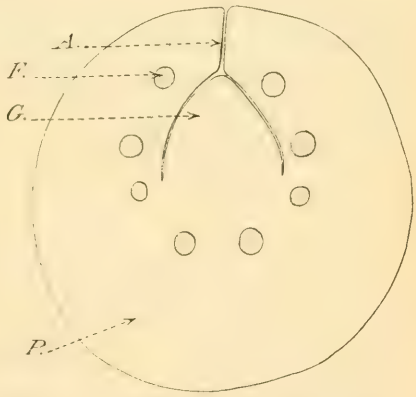


Fig. 20. — Coupe longitudinale schématique dans un embryon de *Strelitzia angusta* Thunb. — C, cotylédon ; E, épiderme général de l'embryon ; P, gemmule ; S, reste du suspenseur ; *p*, cylindre central de la radicule ; *a*, écorce de la radicule ; *c*, coiffe de la radicule.

Fig. 21. — *Strelitzia augusta* Thunb. — Coupe transversale schématique de l'embryon au niveau de la gemmule. — A, fente cotylédonaire ; F, faisceaux libéro-ligneux du cotylédon ; G, gemmule ; P, parenchyme du cotylédon.

nettement le cylindre central de la radicule, son écorce, l'assise pilifère et la coiffe. L'assise pilifère vient se raccorder avec l'assise de cellules qui est située immédiatement au-dessous de l'épiderme général de l'embryon. La coiffe est séparée de l'extérieur par quelques assises de cellules, non spécialement différenciées et par l'épiderme général de l'embryon qui perd sa régularité là où se trouvait le suspenseur.

Le cotylédon est parcouru dans toute sa longueur par des faisceaux libéro-ligneux formant un cercle au voisinage de sa surface. Ces faisceaux sont au nombre de six dans la partie supérieure de l'embryon ; dans sa partie moyenne, ils sont plus nombreux : douze ou treize. Plus bas, dans la partie de l'embryon où se trouve la gemmule, ils se trouvent disposés symétriquement par rapport à un plan, ce plan de symétrie ne passant par aucun faisceau (fig. 21).

Morphologie de la germination.

Je n'ai pu observer la germination du *Strelitzia augusta*, mais j'ai eu l'occasion d'observer de jeunes plantules appartenant à une espèce indéterminée du genre *Strelitzia*.

Ces plantules s'étaient développées suivant le mode remotif ligulé. Elles étaient remarquables par l'abondance des poils absorbants qui recouvraient non seulement la racine, mais encore la gaine cotylédonaire. Un fait de cette nature était déjà connu chez certaines espèces de *Trachycarpus*.

3. **Musa**.

1° *Musa religiosa*.

Embryon.

La forme de l'embryon dans le genre *Musa* est bien connue. C'est un corps cylindrique qui se continue du côté opposé à l'extrémité radiculaire par une sorte de large plateau légèrement évidé en forme de coupe.

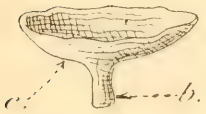


Fig. 22. — Embryon du *Musa religiosa*. — *c*, cotylédon ; *b*, extrémité radiculaire.

Ce plateau, directement en contact avec l'albumen, constitue le suçoir. Dans la partie cylindrique se trouvent la gemmule et la radicule, qui font entre elles un angle un peu supérieur à 90°.

La radicule présente, comme dans le cas du *Musa ensete* Gmel., un cylindre central bien développé et bien différencié. On distingue également, sur ses côtés, l'écorce, dont les assises

les plus internes sont disposées en séries radiales très régu-

Fig. 23. — Coupe longitudinale schématique de l'embryon du *Musa religiosa*. — F, faisceaux libéro-ligneux ; E*p*, épiderme général ; G, gemmule ; C*c*, cylindre central de la radicule ; E, écorce de la radicule ; C, coiffe de la radicule ; S, reste du suspenseur.

lières. A la pointe de ces formations, on distingue des cellules en voie de cloisonnement qui constituent la future coiffe. Cette coiffe se distingue seulement de l'écorce par le sens des cloisonnements de ses éléments, car il n'y a pas d'assise pilifère nette.

Tout ceci est complètement noyé dans le tissu cotylédonaire, sauf vers la partie basilaire de la radicule où celle-ci est en contact avec les tissus qui constituent la gemmule.

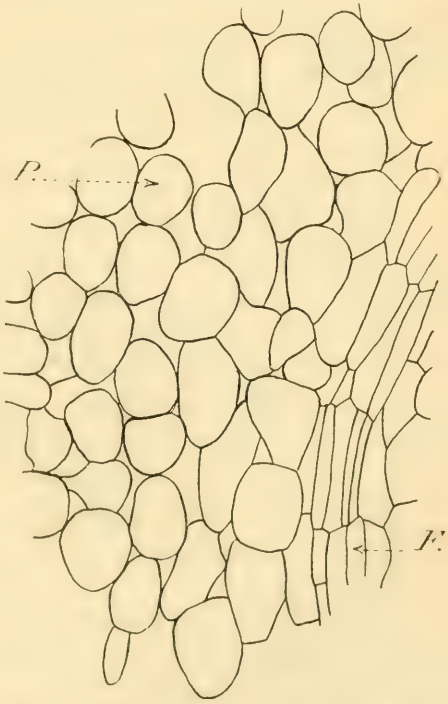


Fig. 24. — Coupe transversale dans le cotylédon de l'embryon de *Musa religiosa*, partie centrale. — F, faisceau libéro-ligneux coupé longitudinalement ; P, parenchyme cotylédonaire à méats.

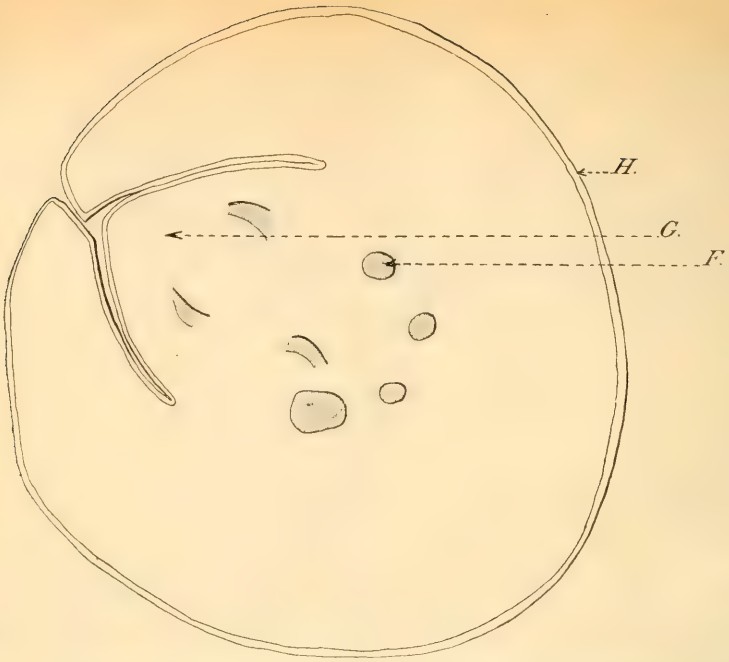


Fig. 25. — *Musa religiosa*. Coupe transversale schématique de l'embryon au-dessus de la gemmule. — H, épiderme ; G, gemmule (partie supérieure) ; F, faisceaux libéro-ligneux.

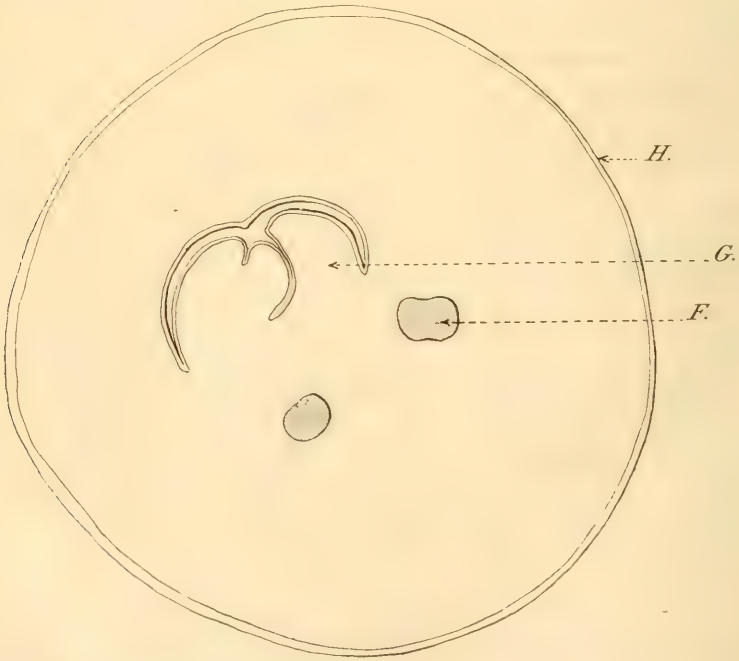


Fig. 26. — *Musa religiosa*. Coupe transversale schématique de l'embryon au niveau de la gemmule. — H, épiderme ; G, gemmule ; F, faisceaux libéro-ligneux.

On aperçoit encore, sur les côtés de la radicule, des massifs cellulaires qui ne sont autre chose que des racines latérales.

La gemmule se compose de deux feuilles bien développées. Elle communique avec l'extérieur par une fente, tapissée par un épiderme, et dont les deux lèvres se rabattent l'une sur l'autre.

La plus grande partie du cotylédon est formée par cette sorte de plateau qui surmonte la partie cylindrique de l'embryon, mais la gemmule et la radicule sont entourées complètement, ainsi que nous l'avons vu, par du tissu cotylédonaire.

Ce tissu est réduit à quelques assises vis-à-vis de la pointe de la radicule, à laquelle il forme une gaine radiculaire. Le cotylédon est recouvert d'un épiderme palissadique très régulier, sauf vis-à-vis de la pointe de la radicule, où l'on voit nettement la trace du suspenseur.

Le cotylédon est formé par des cellules sensiblement sphériques qui, dans la partie centrale du plateau cotylédonaire, laissent entre elles de nombreux méats. Elles sont au contraire très serrées au-dessous de l'épiderme.

Il est parcouru par des faisceaux libéroligneux dont la course est représentée dans le schéma de la figure 23.

Ce schéma ne représente que la moitié de l'appareil vasculaire. Tous les faisceaux se réunissent pour se grouper en quatre faisceaux, placés symétriquement. Plus bas, ils se réunissent encore pour ne plus former que deux masses vasculaires derrière la base de la gemmule. Ces masses se divisent en un grand nombre d'autres au moment où elles entrent dans la gemmule et dans la radicule.

Morphologie de la germination.

La graine, au début de la germination, laisse apparaître l'extrémité radiculaire de l'embryon, celui-ci s'étant allongé dans sa partie moyenne et ayant repoussé le couvercle qui le séparait de l'extérieur.

L'extrémité radiculaire se renfle en un bourrelet duquel

s'échappent les premières racines, la première ne se distinguant pas des autres, et, plus tard, la gemmule. La plantule continuant à se développer, il se produit des racines en grand nombre, mais ne différant pas les unes des autres par la taille. Il est d'ailleurs à remarquer que, chez les *Musa*, les racines latérales, très nombreuses, sont toutes de même grosseur que la première racine. Ce n'est que beaucoup plus tard qu'apparaissent des racines de taille plus forte.

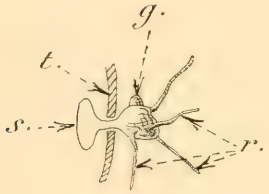


Fig. 27. — *Musa religiosa*. Début de la germination (grandeur naturelle). — *t*, tégument de la graine ; *s*, cotylédon ou suçoir ; *g*, gemmule ; *r*, première racine et racines latérales.

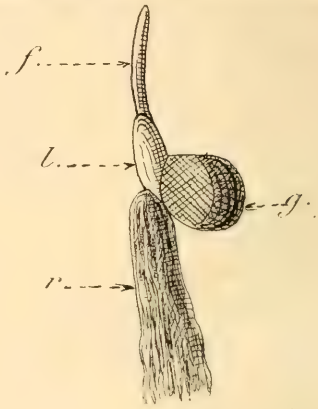


Fig. 28. — *Musa religiosa*. Jeune plantule (grandeur naturelle). — *f*, première feuille végétative enveloppant les autres ; *l*, ligule ou gaine ascendante du cotylédon ; *g*, graine ; *r*, racines.

La gemmule continue de son côté son développement, en s'entourant d'une gaine cotylédonaire. En un mot, la germination est admotive.

Le cotylédon contenu dans la graine, où il joue le rôle de suçoir, grossit notablement, sans arriver d'ailleurs à remplir toute la cavité de la graine, comme cela a lieu chez les Palmiers.

Anatomie de la plantule.

Le début de la germination est marqué par l'allongement des cellules de la partie cylindrique de l'embryon situées immédiatement au-dessous du plateau cotylédonaire. Cet allongement a pour résultat de faire apparaître au dehors de la graine l'extrémité radiculaire de l'embryon qui, par l'augmentation du volume de chacune de ses cellules, se renfle en une sorte de bouton appliqué tout contre la graine.

La radicule et la gemmule se développent alors. La radicule

s'allonge et son écorce et sa coiffe deviennent en même temps plus distinctes, mais leurs limites précises ne se manifestent pas encore. Pendant ce mouvement d'accroissement, la radicule exfolie sa gaine.

L'assise pilifère n'est pas encore apparue au moment où se produit cette exfoliation, mais la coiffe se distingue nettement par ses cloisonnements répétés.

La gemmule se développe également au-dessous de la gaine qui prolifère autour

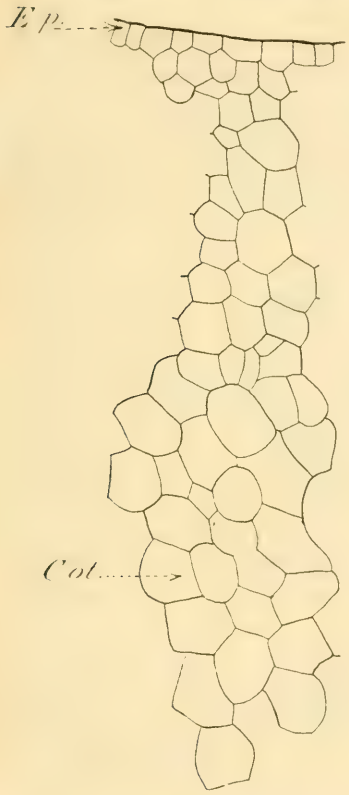


Fig. 29. — *Musa religiosa*. Coupe longitudinale dans le cotylédon d'un embryon n'ayant pas germé. — *Ep*, épiderme ; *Cot*, parenchyme cotylédonaire.

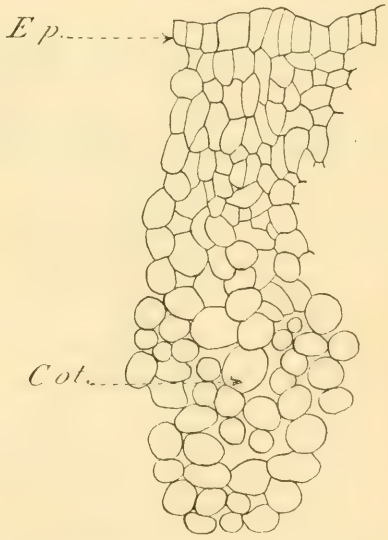


Fig. 30. — *Musa religiosa*. Coupe longitudinale dans le cotylédon d'une plantule en germination. — *Ep*, épiderme du cotylédon ; *Cot.*, parenchyme du cotylédon.

d'elle, et s'échappe finalement par la fente cotylédonaire.

Les racines latérales se développent très vite et s'échappent du tissu qui les entoure en le digérant.

Le cotylédon, en accomplissant ses fonctions de suçoir, s'accroît d'une manière très notable. Cet accroissement est dû, comme chez les Palmiers, à une augmentation de volume de

toutes les cellules qui composent cet organe, ainsi qu'on peut s'en rendre compte en comparant les figures 29 et 30 dessinées au même grossissement.

2° *Musa Arnoldiana* de Wildem et *Musa ensete* Gmel.

La première de ces deux espèces ne présente rien qui la distingue notablement du *Musa religiosa* qui vient d'être étudié. La seconde a déjà fait l'objet d'une précédente étude (1). Nous remarquerons cependant que chez ces deux espèces, l'accroissement du cotylédon est très notable. Pendant la germination cet organe fait plus que doubler de volume.

3° *Musa coccinea* Andr.

Cette espèce est remarquable par la petite taille de ses embryons, dont la hauteur ne dépasse pas 1 millimètre, alors

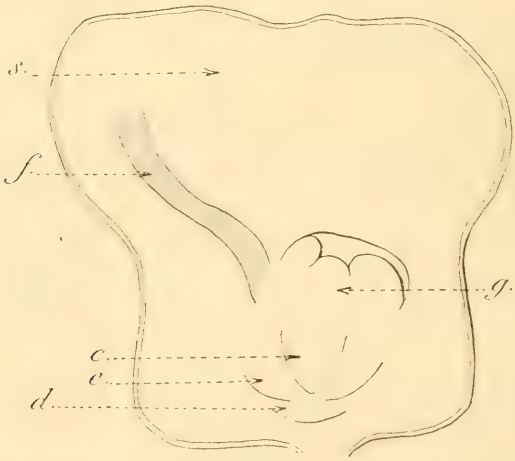


Fig. 31. — *Musa coccinea*. Coupe longitudinale schématique d'un embryon n'ayant pas germé. — *s*, cotylédon; *f*, faisceau libéro-ligneux; *g*, gemmule; *c*, cylindre central de la radicule; *e*, écorce de la radicule; *d*, coiffe de la radicule.

que celle des embryons des autres espèces atteint 2 millimètres et plus.

De plus, le plateau cotylédonaire est peu élargi et peu aplati.

(1) C.-L. Gatin, *Sur la radicule embryonnaire*, etc.

Les autres caractères généraux sont les mêmes que ceux des embryons du genre *Musa* que nous venons d'étudier. Je n'ai pas obtenu de germination des graines de cette espèce.

4. Heliconia.

1° *Heliconia Bihaï* L.

Embryon.

Le cotylédon en forme la masse principale. Il est très allongé et sa longueur représente les 7/8es de la longueur totale. Dans le dernier huitième se trouvent inclus la gemmule et la radicule, dont les axes forment entre eux un angle de 120° environ.

La radicule est encore peu différenciée, on ne distingue nettement que son cylindre central. La pointe de ce cylindre central est séparée de l'épiderme général de l'embryon par dix assises de cellules environ, dont les plus internes sont en voie de cloisonnement. On distingue cependant, sur les côtés de ce cylindre central, des massifs cellulaires très denses qui sont l'ébauche des premières racines latérales.

La gemmule est formée de deux feuilles. Elle est séparée de l'extérieur par une fente à bords accolés.

Tout ceci est noyé dans le parenchyme général du cotylédon, formé de cellules allongées dans la partie supérieure de cet organe, et de cellules isodiamétriques, polygonales, autour de la gemmule et de la radicule. Toutes ces cellules sont très serrées à la périphérie du cotylédon, alors qu'au contraire elles laissent entre elles des méats lorsqu'elles sont situées vers la partie centrale.

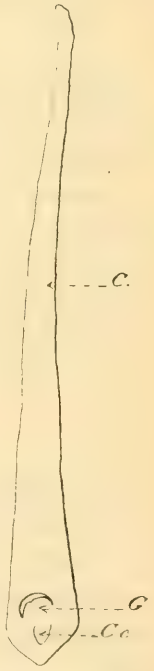


Fig. 32. — *Heliconia caribea*. Coupe longitudinale schématique de l'embryon. — C, cotylédon ; G, gemmule ; Cc, cylindre central de la radicule.

Le cotylédon est parcouru, dans toute sa longueur, par deux faisceaux libéro-ligneux déjà très différenciés. Ces faisceaux se

rapprochent à mesure que l'on descend vers l'embryon et prennent peu à peu la forme de croissants à pointes mousses qui se réunissent par l'une de ces pointes pour former derrière la base de la gemmule un arc de tissu vasculaire qui se continue avec le tissu vasculaire du cylindre central de la radicule.

Tout cet ensemble est recouvert par un épiderme palissadique très régulier, qui fait place, vis-à-vis de la pointe de la radicule, à des cellules irrégulières qui ne sont autre chose que la trace du suspenseur.

Morphologie de la germination.

La graine germe suivant le mode admotif. Il se produit, au début de la germination, un allongement de la partie de l'embryon située immédiatement au-dessus de la gemmule, ceci amène au dehors l'extrémité radiculaire qui se renfle en un bourrelet d'où s'échappent la première racine, les racines latérales et la gemmule, qui s'entoure à sa base d'une gaine. Les racines latérales ne se distinguent extérieurement de la radicule ni par leur grosseur ni par leur position.

Anatomie de la plantule.

L'allongement des cellules de la partie moyenne de l'embryon, puis l'augmentation de volume de toutes les cellules de l'extrémité radiculaire de l'embryon amènent successivement l'apparition à l'extérieur de cette extrémité radiculaire et la formation d'une sorte de bourrelet ou bouton tout contre la graine.

A l'intérieur de ce bourrelet, la gemmule et la radicule achèvent leur différenciation.

La radicule se différencie d'abord sur place. Les cloisonnements de sa coiffe, très nombreux, différencient cet organe, qui reste séparé de l'extérieur par plusieurs assises de cellules.

L'écorce se limite par une assise pilifère, souvent irrégulière et se formant dans plusieurs assises de cellules. La racine ainsi

constituée, poursuivant son développement, s'échappe de sa gaine en exfoliant celle-ci alors que les racines latérales apparaissent à l'extérieur en digérant les tissus qui leur barrent le chemin.

La gemmule se développe en même temps en s'entourant d'une ligule à sa base.

2° *Heliconia nitens* Hort.

Dans cet espèce, l'embryon de la graine mûre présente les mêmes caractères et le même état de différenciation que celui

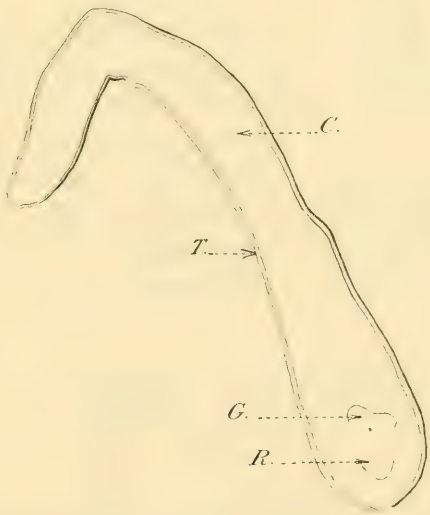


Fig. 33. — *Heliconia nitens*. Coupe longitudinale schématique de l'embryon. — C, cotylédon; T, épiderme général ; G, gemmule ; R, cylindre central de la radicule.

des espèces précédentes, avec cette différence toutefois, qu'il est courbe au lieu d'être droit.

La germination n'a pas pu en être effectuée.

3° *Heliconia speciosa* Hort.

L'embryon, droit, présente les mêmes caractères que celui de l'*Heliconia Bihaï*.

4° *Heliconia metallica* Lind.

L'embryon de cette espèce présente les caractères communs à ceux de toutes les espèces d'*Heliconia* que nous avons étudiées jusqu'ici, avec cette particularité, que possède également l'embryon de *Heliconia nitens*, d'avoir une extrémité courbe.

Fig. 34. — *Heliconia metallica* Planchon. — I, II, deux stades successifs de la germination. — *g*, graine; *l*, ligule du cotylédon; 1, 2, 3, 4, feuilles successives.

5° *Heliconia brasiliensis* Hook.

Cette espèce est remarquable par la forme très particulière que présente son embryon. Celui-ci se trouve d'ailleurs dans un état de différenciation tout à fait semblable à celui de l'embryon des autres espèces d'*Heliconia*.

Sa germination est admotive.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX

1° Structure de l'embryon.

L'embryon des genres *Canna*, *Ravenala*, *Strelitzia*, *Musa* est remarquable par son état de très grande différenciation, marqué surtout chez les trois premiers genres. Outre la gemmule, qui y est bien développée, la radicule présente ses diverses parties bien nettement visibles. L'assise pilifère existe seulement dans les trois premiers genres ; chez les *Musa*, elle ne se développe qu'au début de la germination.

Le genre *Heliconia* se distingue des autres genres de Musacées non seulement par l'allongement très grand de ses embryons, mais surtout par le retard qu'ils présentent dans leur différenciation. La gemmule y est réduite à un cône un peu mamelonné à la base, et la radicule ne comporte que le cylindre

central, l'écorce et la coiffe n'étant pas encore différenciées de l'ensemble du tissu embryonnaire.

Par ce caractère, le genre *Heliconia* s'écarte des autres Musacées.

Il n'est pas sans intérêt de rappeler que, dans la classification, le genre *Heliconia* se distingue également des autres Musacées par les caractères de son fruit.

La radicule est toujours endogène, mais à des degrés variés. Ainsi, chez le *Strelitzia augusta*, elle est le moins profondément située : son assise pilifère est en continuité avec l'assise de cellules située immédiatement au-dessous de l'épiderme général de l'embryon. Chez les *Canna*, les *Musa*, elle est plus profonde. Le cylindre central de cette radicule est ce que les auteurs désignaient sous le nom de « radicule ». Il apparaît comme une masse plus sombre sur une coupe faite dans un embryon frais, et que l'on regarde à la loupe.

L'axe de la gemmule et celui de la radicule ne sont pas, chez toutes ces espèces, dans le prolongement l'un de l'autre, mais font entre eux des angles variables, compris entre 90° et 120° environ. La structure du cotylédon présente plusieurs points sur lesquels il est intéressant d'insister.

Le tissu cotylédonaire, serré à la périphérie du suçoir, est lâche au centre, où il présente de nombreux méats. Il est formé de cellules polygonales ou arrondies, isodiamétriques, qui sont de dimensions relativement beaucoup plus petites aux environs de la radicule et de la gemmule que dans la partie du cotylédon destinée à devenir le suçoir.

La course des faisceaux libéro-ligneux est variable dans les divers cotylédons. Cependant, les faisceaux sont toujours en grand nombre vers la partie supérieure de l'embryon. Ils s'anastomosent à mesure que l'on se rapproche de la gemmule alentour de laquelle ils se disposent d'une façon régulière.

Ils forment parfois un arc de cercle continu (*Heliconia*). Le plus généralement, ils se disposent en arc de cercle sans se toucher les uns les autres. Le plan de symétrie de cet arc de cercle peut passer par l'un d'eux (*Ravenala*) ou ne passer par aucun d'eux (*Strelitzia*, *Musa*).

Le tissu cotylédonaire présente toujours une fente longitudinale vis-à-vis de la gemmule.

Enfin, l'ensemble de l'embryon est recouvert par un épiderme continu, sauf à l'endroit du suspenseur.

2° Morphologie externe de la germination.

Remarquons tout d'abord que toutes ces espèces germent suivant le mode ligulé, ce qui est en rapport avec la structure, leurs embryons. En effet, j'ai montré (1) antérieurement que dans la famille des Palmiers, les embryons germaient suivant le mode tubulé ou suivant le mode ligulé, selon que les axes de leur gemmule et de leur radicule se trouvaient, ou non, dans le prolongement l'un de l'autre.

Chez toutes ces espèces, les racines latérales se développent de bonne heure et on ne peut les distinguer de la racine principale. De ceci il faut excepter le genre *Strelitzia*, chez lequel la racine principale reste la seule, au moins pendant un certain temps.

Enfin rappelons qu'une germination de *Strelitzia* sp. du Brésil, dont nous avons fait la description, présentait des poils absorbants sur le pétiole et la gaine de son cotylédon. C'est là un fait assez peu commun et qui n'a été, à ma connaissance, signalé jusqu'ici que chez les *Trachycarpus Martiana* Wendl (2) et, plus récemment, chez le *Coydalis solida* (3).

3° Anatomie de la plantule.

La croissance de la partie moyenne du cotylédon, qui a pour résultat d'amener la partie radiculaire de l'embryon à l'extérieur de la graine, se produit toujours grâce à l'allongement des cellules de cette région qui, avons-nous dit, sont plus petites que celles du suçoir dans l'embryon même.

C'est également par augmentation du volume des cellules

(1) C.-L. Gatin, *Recherches anatomiques et chimiques*, etc.
(2) C.-L. Gatin, *Recherches anatomiques et chimiques*, etc.
(3) Velenovsky, *Vergleichende Morphologie der Pflanzen*, Teil II, p. 298. Prag. Fr. Rivnac, 1907.

qui le composent que s'accroît le cotylédon. Il n'y a pas ici, plus que chez les Palmiers, de cloisonnements nouveaux. D'ailleurs, l'accroissement du cotylédon y est beaucoup moindre, bien que cet organe puisse, dans certains cas, doubler de volume (*Musa Arnoldiana* de Wildem).

La racine principale achève sa différenciation, s'il y a lieu, pendant que s'accroît la partie radiculaire de l'embryon. Cette différenciation présente des particularités qui rappellent celles que j'ai eu l'occasion d'observer chez certains Palmiers (*Archontophœnix Cunninghamiana* W. et Dr.). C'est ainsi par exemple que chez *Heliconia Bihaï*, l'assise pilifère de la racine principale se forme d'une manière irrégulière par de nombreux cloisonnements qui, en certains points, se produisent à la fois dans des files de cellules superposées, de sorte qu'en ces endroits, la racine semble avoir plusieurs assises pilifères.

La première racine apparaît toujours au dehors en exfoliant sa gaine, tandis que les racines latérales digèrent, en se développant, les tissus qui les séparent de l'extérieur.

La gaine ascendante du cotylédon se forme autour de la gemmule comme celle des Palmiers à germination admotive : les cellules qui la constituent s'allongent, se cloisonnent perpendiculairement à la direction générale de l'allongement, puis les cellules formées s'allongent à leur tour. Cela amène l'allongement de l'ensemble de l'organe.

4° Conclusions.

Voici maintenant quels sont les résultats auxquels cette étude nous a conduit :

1° Les recherches qui précèdent établissent avec précision quelle est la structure des diverses parties de l'embryon des Cannacées et des Musacées.

2° Ces embryons sont, le plus généralement, remarquables par l'état avancé de leur différenciation et ils se distinguent, à ce point de vue, des embryons de Palmiers à germination admotive. Ils s'en distinguent encore par la moins grande endogénéité de leur radicule, dont l'assise pilifère continue,

dans le cas du *Strelitzia*, l'assise sous-épidermique de l'embryon.

Si l'on considère la série des familles suivantes:

Graminées, — Palmiers, — Musacées, — Alismacées,

on s'aperçoit que les embryons appartenant à cette série présentent des radicules de moins en moins endogènes. La radicule des Graminées, très endogène, sort de sa gaine par digestion; il en est de même de celle de certains *Calamus* et *Pinanga* (Palmiers) (1). Chez la majorité des Palmiers, la radicule, située plus ou moins profondément, s'échappe en exfoliant sa gaine. Elle est de moins en moins profonde chez les Musacées pour arriver enfin, chez le *Strelitzia*, à correspondre à l'assise sous-épidermique de l'embryon. Chez l'*Alisma Plantago* (2), qui constitue le terme ultime de cette série, elle est la continuation de l'épiderme général de l'embryon.

3° Il est intéressant d'insister sur ce fait que dans la famille des Musacées le genre *Heliconia*, qui est placé à part dans la classification, se distingue également des autres Musacées par les caractères de faible différenciation de son embryon.

4° Dans ce genre *Heliconia* comme chez un grand nombre de Palmiers le cylindre central est différencié avant les autres parties de la radicule.

5° L'accroissement du cotylédon est beaucoup plus faible chez les plantes qui viennent d'être étudiées que chez les Palmiers. Cet accroissement se fait par augmentation du volume des cellules qui composent le cotylédon et non par des cloisonnements nouveaux.

6° Comme chez les Palmiers, la germination est en rapport, dans sa morphologie externe, avec la courbure de l'axe de la plantule embryonnaire. La germination comporte, comme chez les Palmiers, deux phases, la première correspond à l'allongement externe du cotylédon. Elle cesse lorsque le collet de la jeune plante ne s'éloigne plus de la graine pour faire

(1) C.-L. Gatin, *Recherches anatomiques et chimiques*, etc.

(2) Haustein, *Die Entwickelung des Keimes de rMonocotylen und Dicotylen* (Botanische Abhandlungen, p. 1-99, pl. I-XVIII, Bonn, 1870).

place à la seconde phase, qui est la phase de germination proprement dite.

7° Nous avons vu que les faisceaux du cotylédon formaient, à la base de la feuille cotylédonaire, un arc de cercle dont le plan de symétrie peut passer par un faisceau médian ou entre deux groupes de faisceaux semblables en nombre et en disposition.

Cette dernière disposition est la plus fréquente, mais elle n'a pas un caractère de généralité. Il me semble qu'il y a là, après plusieurs autres (1), un argument nouveau à opposer aux idées de certains auteurs (2), qui considèrent la disposition des faisceaux du cotylédon des Monocotylédones en deux masses, situées de part et d'autre d'un plan de symétrie, comme la preuve que les Monocotylédones descendent d'ancêtres dicotylédones dont les cotylédons se seraient soudés.

(1) C.-L. Gatin, *Recherches anatomiques et chimiques*, etc., p. 285 et 286.

(2) Miss Ethel Sargant, *A theory of the origin of the Monocotyledons founded on the structure of their Seedlings* (Annals of Botany, jan. 1903, vol. XVII, p. 1).

EXPLICATION DES PLANCHES [1]

PLANCHE I

1. *Canna coccinea* Ait. Coupe longitudinale de l'extrémité radiculaire de l'embryon (grossie 45 fois environ); G, gemmule; C, cylindre central de la radicule; L, racine latérale.
2. *Canna indica* L. Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon germant (grossie 100 fois environ); C, cylindre central de la radicule; A*p*, assise pilifère de la radicule; E, écorce de la radicule; E*p*, épiderme général de l'embryon; G, gaine radiculaire.

PLANCHE II

1. *Ravenala madagascariensis* Sonnerat. Coupe longitudinale dans l'embryon du *Ravenala madagascariensis* Sonnerat (grossie 120 fois environ); C, cylindre central de la radicule; C*o*, coiffe de la radicule; A*p*, assise pilifère de la radicule; G, gaine radiculaire; E*p*, épiderme général de l'embryon.
2. *Heliconia Bihaï* L. Coupe longitudinale dans l'extrémité radiculaire d'un embryon (grossie 140 fois environ); G, gemmule; C, cylindre central de la radicule; M, région en voie de cloisonnement où se différencient l'écorce et la coiffe de la radicule; E*p*, épiderme général de l'embryon.

(1) Ces planches ont été exécutées avec l'aide de M. Lemaire, chef d'atelier au laboratoire de botanique de la Sorbonne.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DES
GRAINS D'ALEURONE
ET PARTICULIÈREMENT DES GLOBOÏDES

Par J. BEAUVERIE

La mise en évidence des propriétés métachromatiques des globoïdes des grains d'aleurone, signalées par A. Meyer (1), et qui nous a longuement arrêtés, M. Guilliermond et nous-même, nous a fourni une méthode permettant de retrouver ces corps très facilement et, par suite, de suivre plus complètement que cela n'avait pu être fait, leur évolution pendant la maturation de la graine et, plus tard, pendant la germination.

On sait qu'un globoïde est constitué par une substance organique azotée, dont la composition chimique n'est pas exactement connue, à laquelle sont superposées des substances minérales : chaux, magnésie et autres (Posternak) (1), à l'état de sels organiques. La propriété métachromatique du globoïde est bien due à la substance organique azotée, comme on le constate en opérant les réactions colorantes après élimination des sels minéraux ; ceux-ci ne sauraient donner aucune coloration. Nous nous sommes demandé si cette substance, qui présente une métachromasie identique à celle de la volutine (de Meyer) des corpuscules métachromatiques des Protistes, Champignons, Algues, Trypanosomes, et qui existe dans la cellule sous une forme semblable de globules, et avec des propriétés physiques analogues, ne serait pas une substance voisine.

Nous avions deux méthodes pour essayer de résoudre ce problème : 1° Comparer les compositions chimiques des deux

substances. Nous n'avons pu le faire, ces compositions restant non connues; 2° créer des termes de comparaison et les multiplier. C'est cette dernière méthode que nous avons suivie; nous exposerons plus loin l'application que nous en avons faite, ainsi que les résultats qu'elle nous a donnés, mais nous croyons devoir attirer, dès maintenant, l'attention sur l'intérêt de cette comparaison. On a signalé depuis quelques années, chez les Protistes, chez les végétaux inférieurs, chez les plantes supérieures (graines, étamines, tubercules, etc.), dans les tissus des animaux élevés en organisation (*Mastzellen*), des corps dont la plupart étaient inconnus ou méconnus. Leur extension et leur abondance signalent déjà leur importance, l'intérêt de leur étude et l'utilité qu'il y aurait à savoir s'ils appartiennent à une même catégorie de corps ou s'ils sont notoirement différents.

Nous allons, dans le présent travail, résumer l'ensemble de nos recherches sur le sujet en question, en réunissant les diverses données que nous avons antérieurement publiées dans des notes éparses. Notre but est : 1° de montrer que la métachromasie fournit à la technique une ressource précieuse pour l'étude des globoïdes des graines et d'utiliser cette méthode pour apporter une contribution nouvelle à l'étude de l'évolution de ces corps pendant la maturation de la graine et au cours de leur germination; 2° de comparer la substance organique azotée des globoïdes avec la volutine ou substance des corpuscules métachromatiques des êtres inférieurs. Pour cela, la métachromasie ne nous servira que de moyen d'exploration permettant de retrouver lesdits corps, la comparaison sera établie sur le plus grand nombre possible de faits.

Auparavant, rappelons en quelques mots en quoi consistent les corpuscules métachromatiques des Protistes.

Les corpuscules métachromatiques ou grains de volutine.

On désigne ainsi des grains de sécrétion possédant une vive affinité pour les colorants, et notamment pour les matières colorantes d'aniline basiques allant du bleu au violet, avec lesquelles ils donnent une coloration d'un rouge plus ou moins

intense, mais souvent très caractérisé. Cette propriété leur a valu le nom de « corpuscules métachromatiques » ou encore celui de « grains rouges ». A. Meyer (de Marburg) les a particulièrement décrits, il a caractérisé leur substance à l'aide de nombreuses réactions microchimiques, et il lui a donné le nom de *volutine* (nom qui tire son origine du *Spirillum volutans*, chez lequel il l'a spécialement étudiée). La composition chimique de la volutine reste cependant toujours fort obscure et la question du rôle de ces corps n'a pas encore reçu sa solution définitive ; néanmoins, comme nous le verrons par la suite, l'hypothèse de substances de réserve paraît de beaucoup la plus vraisemblable.

Nous n'avons pas à nous étendre ici sur l'histoire de ces corps sur lesquels on trouvera des renseignements, surtout dans Guilliermond (1) et A. Meyer (1), mais il importe que nous rappelions leur extension parmi les êtres vivants. Des granules métachromatiques se présentent avec un ensemble de propriétés communes, telles que nous les établirons plus loin, chez les plantes inférieures : Bactéries, Champignons, Algues, mais aussi chez les plantes supérieures, notamment dans les organes reproducteurs : Anthères (Giroflée, Campanule, etc.), dans la graine avec aleurone où ils constituent la substance organique azotée du globoïde servant de support aux sels minéraux, c'est du moins ce que nous essaierons de démontrer dans ce travail ; dans les graines sans aleurone (Marronnier d'Inde), dans l'ovule (ex. : Tulipe), peut-être aussi dans certains tubercules (dont nous avons, il est vrai, peu poussé l'étude).

Hâtons-nous de dire que rares sont encore les recherches faites dans cette voie, et nous croyons qu'une exploration attentive des groupes végétaux à ce point de vue fera ressortir mieux encore l'extension et, par suite, l'importance de ces formations.

Chez les animaux ils sont communs, non seulement chez les Protistes, mais encore dans les *Mastzellen* des animaux plus élevés en organisation (Guilliermond et Mawas, 7).

Technique.

Colorations vitales. — On sait les critiques formulées, à juste titre, sur les méthodes histologiques : les opérations, souvent multiples, auxquelles sont soumises les coupes avant d'être observées, risquent de faire perdre aux éléments de la cellule leur véritable aspect, leur structure réelle, en ne montrant que le produit de leur coagulation, laquelle doit s'effectuer de façons très variées suivant les fixateurs ou les réactifs. En somme, l'aspect de la cellule tuée par un fixateur indique une structure relative à ce fixateur, mais, sans doute, généralement différente de celle qui existe dans la cellule vivante.

Pour obvier à ces inconvénients, dans la plus large mesure possible, il faut, autant que le permettent les circonstances, faire des observations sans fixation préalable, autrement dit « sur le vivant ».

Nous avons essayé comme colorants vitaux le bleu de méthylène et surtout le rouge neutre, bien préférable au précédent dont il est douteux que l'action n'entraîne pas la mort des éléments de la cellule en même temps que leur coloration. Dans les graines, cette observation est rendue difficile, dans bien des cas, par suite de l'abondance des gouttelettes d'huile qui masquent les granulations colorables ; on arrive néanmoins à des résultats sur des coupes minces, faites à la main, immergées dans une gouttelette de rouge neutre et ensuite dissociées par écrasement sous la lamelle. Des cellules se vident ainsi partiellement de leur contenu et les parties subsistantes sont, par suite, plus faciles à observer ; d'autre part des grains d'aleurone s'échappent des cellules et, en s'isolant, se prêtent plus aisément à l'observation.

Colorations après fixation. — Comme nous venons de le rappeler, la fixation amène généralement une perturbation plus ou moins marquée dans la structure et les résultats sont empreints d'une relativité dont il faut tenir compte. Telle description de structure et de coloration, doit toujours être précédée de l'indication du fixateur employé. C'est en variant le

plus possible les fixateurs que l'on peut espérer arriver à reconnaître ce qui revient en propre à l'action de chacun d'eux dans les faits observés.

Les fixateurs que nous avons essayés sont surtout : l'alcool absolu, l'alcool à 90°, le Lenhossek (eau, sublimé, alcool, acide acétique), le Zenker (eau, bichromate de potasse, sublimé), le liquide de Bouin (picroformol), le Mann (eau, sublimé et acide picrique), le Ladowsky (eau, alcool, formol, acide acétique), le Flemming, le formol.

Nous avons constaté bientôt que les fixateurs à base d'acide acétique doivent être éliminés, car cet acide dissout plus ou moins complètement, et fait disparaître les globoïdes (Ladowsky, Lenhossek, picroformol, Flemming, etc.).

Nous avons retenu particulièrement : l'alcool, d'un emploi facile et qui permet de réaliser de belles colorations métachromatiques, il a cependant le grave défaut de contracter considérablement le protoplasma ; le Lenhossek, qui ne donne qu'une inappréciable contraction, notons que malgré l'existence d'acide acétique ce fixateur peut être utilisé, son emploi n'entraînant pas la disparition des globoïdes, peut-être à cause de l'action rapide du sublimé qui entraîne leur coagulation instantanée avant que l'acide ait pu agir ; enfin, le formol que nous sommes arrivé à utiliser de préférence, à cause de la commodité de son emploi et du minimum de déformation qu'il semble réaliser.

Colorants. — Nous avons eu à réaliser surtout la coloration métachromatique qui est la propriété des corps que nous étudions ici, tombant tout d'abord et le plus facilement sous les sens.

On sait en quoi elle consiste : les colorants basiques d'aniline, allant du bleu au violet, donnent lieu, avec la substance de certains corps, à un changement de couleur ; ils prennent, en effet, sous leur action, une nuance qui est généralement rouge. En somme, ces corps jouissent d'une propriété chromotrope. La nuance rouge obtenue est plus ou moins marquée, mais elle est en général très caractérisée et souvent d'un rouge vineux ; elle est, par exemple, faible avec le bleu de méthylène, très accentuée avec le bleu polychrome de Unna.

On sait qu'il existe d'autres cas de métachromasie que celui que nous signalons ici, le plus anciennement connu est celui de l'iode dont la coloration normale, telle qu'elle se révèle lorsque la solution de ce corps agit sur le noyau et le protoplasma, est jaune et qui donne une nuance bleue avec l'amidon, brune avec le glycogène.

La métachromasie rouge est elle-même insuffisante à caractériser une substance, car nous savons déjà qu'elle se produit pour des corps très divers, tels que (d'après les histologistes se livrant à l'étude des tissus des animaux) : les mucilages, les cartilages, l'amyloïde, nous pourrions ajouter les granulations des *mastzellen*, mais, d'après Guilliermond et Mawas (7), elles doivent être rapprochées des corpuscules métachromatiques des Protistes.

Il est nécessairement impliqué, dans la conception de la métachromasie, que la matière colorante est un individu chimique et non une superposition de deux substances, par exemple, dont une seule subsisterait après les lavages; c'est ainsi que le phénomène par lequel l'amyloïde se colore en rouge par le vert d'iode, ne peut avoir la valeur d'une véritable métachromasie, parce qu'il repose sur une addition de méthyl-violet.

Quelle est l'explication du changement de couleur survenant dans le cas que nous étudions? La théorie de cette transformation ne semble pas encore bien fixée : pour les uns il se produit là un simple phénomène physique, pour d'autres il s'agit de formations tautomères, c'est-à-dire que, si nous considérons, par exemple, de la thionine en solution et de la thionine colorant du mucilage, l'une étant bleue, l'autre étant rouge, nous aurons deux corps ayant chimiquement la même formule totale, mais dont les formules de constitution peuvent manifester de légères différences, encore que les deux formes puissent facilement se confondre l'une dans l'autre. Il y aurait donc deux modifications tautomères de la thionine, l'une bleue et l'autre rouge; dans une solution aqueuse, la bleue existe presque seule, dans un milieu de mucilage la rouge prédomine. Dans une solution alcoolique, la thionine est encore plus purement bleue que dans une solution aqueuse, probablement parce que, dans ce cas, la modification rouge n'est pas susceptible d'exister.

Les colorants que nous avons le plus souvent employés sont : le bleu polychrome de Unna, qui nous a donné les meilleurs résultats. Les coupes doivent être débarrassées de l'huile par un séjour de quelques minutes dans l'alcool, on peut les laisser ensuite une dizaine de minutes, ou beaucoup plus, dans le bain colorant, après quoi il faut décolorer dans une solution de *glycerinäthermischung* (Grübler) étendue à 10 volumes d'eau environ ; la décoloration sera plus ou moins longue, suivant que l'action du colorant aura été plus ou moins prolongée. Les colorations se conservent bien dans les préparations montées au baume ; le bleu de crésyl BB, le *Brillantcresylblau*, le Giemsa, se signalent encore par leur belle réaction métachromatique et possèdent sur le premier procédé l'avantage de ne pas exiger une décoloration toujours délicate à mesurer. Signalons encore : la thionine, le bleu de toluidine, le bleu Borrel, le violet de gentiane, le violet de méthyle, le violet de crésyl BB.

Avec ces divers colorants, on observe souvent une métachromasie des nucléoles, mais elle n'est pas identique à celle des corpuscules métachromatiques. Rien au cours de nos observations n'a pu nous porter à faire nôtre la théorie de quelques auteurs qui pensent que ces nucléoles seraient l'origine, par multiplication, et ensuite par migration dans le cytoplasma, des corpuscules métachromatiques que l'on rencontre dans celui-ci.

Nous répéterons, en achevant ce paragraphe, que la métachromasie seule est insuffisante à caractériser une inclusion cellulaire, mais c'est une propriété notable et, de plus, une base précieuse d'exploration de la cellule à la recherche de certains corps que l'on achèvera ensuite de caractériser à l'aide d'autres réactions. Nous indiquerons, plus loin, diverses réactions concernant les corpuscules métachromatiques et les globoïdes.

Étude de l'aleurone et particulièrement du globoïde.

I. *Graine non germée.* — Si l'on colore au bleu Unna des coupes de *Ricinus communis* fixées à l'alcool, ou mieux au formol, on obtient une coloration rouge vineux des globoïdes (Pl. III, fig. 1, 2). Ceux-ci se présentent avec des caractères physiques analogues à ceux des corpuscules métachromatiques. Ils

sont disposés autour du cristalloïde de protéine qui, généralement, ne se colore pas ou prend un ton bleu pâle ; ils offrent l'aspect de globules de dimensions variables, les uns relativement très gros, les autres très petits ; il n'existe souvent qu'un seul gros globoïde par grain d'aleurone. La partie périphérique du globoïde est généralement plus fortement colorable que la partie centrale, comme cela s'observe dans les corpuscules métachromatiques. Outre cette zone externe, on remarque parfois, au centre, un granule très colorable ; il arrive même que les globoïdes paraissent constitués de plusieurs zones concentriques fortement colorables alternant avec des zones pâles, comme s'ils étaient formés de couches alternativement plus et moins condensées, ou, encore, solides et molles. On retrouve ces structures, mieux caractérisées encore, aux stades de germinations (Pl. III, fig. 5, Pl. IV, fig. 6). Nous nous étendrons un peu, en étudiant ceux-ci, sur les hypothèses que l'on peut émettre pour expliquer cette structure.

Nous constatons dans la Courge une constitution semblable.

Dans le Lupin blanc, où il n'existe pas de cristalloïde mais seulement de la substance amorphe, les globoïdes sont fort difficiles à percevoir avec les procédés ordinaires et plusieurs auteurs les ont méconnus. Par la méthode de la métachromasie on les distingue parfaitement sous forme de granules ou de bâtonnets épars en grand nombre dans la masse amorphe, mais abondants surtout vers son centre (Pl. IV, fig. 1). On les voit avec une facilité beaucoup plus grande en traitant préalablement la coupe par une solution de potasse à 1 p. 100 qui dissout la substance amorphe laissant subsister seulement le réseau protoplasmique et les granules que la métachromasie rend très apparents.

Notons que les globoïdes de Lupin ne donnent pas de cristaux avec la liqueur de Pfeffer (1) destinés à déceler la magnésie.

La coupe de l'albumen de la graine de *Vitis vinifera*, colorée par le Bleu Unna, donne lieu à d'intéressantes observations. On aperçoit d'abord des cellules de coloration rouge, disséminées dans le tissu, soit isolées, soit par groupes, le reste du tissu

(1) Solution, dans 100 grammes d'eau, de : 10 grammes d'ammoniaque, 10 grammes de phosphate de soude et 10 grammes de chlorhydrate d'ammoniaque.

n'étant pas coloré. Les premières cellules doivent leur coloration à de très nombreux corpuscules rouges uniformément répartis dans la cellule et à des corps beaucoup plus volumineux, également rouges, mais en petit nombre.

Le contour de ces corpuscules est arrondi ou mamelonné, ils offrent fréquemment la structure à stries concentriques que nous avons eu déjà l'occasion de signaler chez le Ricin et la Courge. Ces corps répondent aux globoïdes proprement dits.

Dans les cellules incolores on trouve un cristalloïde dans lequel est inclus un gros cristal d'oxalate de chaux en oursin. Il semble que la présence du cristal exclut celle de la substance métachromatique. Souvent aussi les globoïdes sont juxtaposés aux cristalloïdes, mais alors il n'existe pas de cristal.

Cette description n'est pas conforme à celle de Pfeffer, reproduite par les auteurs classiques, qui montre le cristal inclus dans « un gros globoïde ». Nous pensons que les auteurs ont confondu globoïde et cristalloïde, erreur facile à éviter par la méthode de la métachromasie. Nous trouvons de même, dans la graine de noisetier, d'une part des cellules à substance métachromatique plus ou moins finement granuleuse, quelquefois en boule, ces cellules paraissent rouges et, d'autre part des cellules, non colorables métachromatiquement, à cristaux d'oxalate de chaux inclus dans les cristalloïdes.

Dans le *Bertholletia* les globoïdes sont : soit petits et sphériques, soit volumineux et mamelonnés. Il existe alors une masse centrale, très fortement colorée en rouge foncé, à contour mamelonné et plus ou moins parallèle au contour extérieur. La zone comprise entre ces deux contours est rose pâle. Cette structure est, en somme, analogue à celle des grains précédents.

Coloration vitale par le rouge neutre. — Nous avons essayé, sur des coupes de graines de Lupin déjà un peu gonflées par l'eau, l'action des colorants vitaux tels que le rouge neutre. Nous avons constaté que le grain d'aleurone se colore en rose tandis que dans sa masse se trouvent disséminés des granules plus fortement colorés. Ils représentent des reliquats de protéine, non encore dissoute, subsistant dans la masse déjà fondue et de coloration plus pâle.

Les globoïdes sont d'autres corps que ces granules colorés,

car ceux-ci se dissolvent dans la potasse à 5 p. 100, ce qui n'aurait pas lieu dans le cas où ils représenteraient des globoïdes. Ces derniers sont trop ténus pour être visibles par ce procédé qui ne permet pas leur coloration élective. Ces grains d'aleurone de Lupin sont, en somme, d'une structure très comparable à celle que Guilliermond a décrite en détail chez les Graminées (6) avec cette différence, toutefois, que, chez celles-ci, les globoïdes, sont assez volumineux pour être aperçus quoique non colorés.

Dans la Courge et le Ricin la coloration vitale par le rouge neutre est rendue particulièrement difficile à cause de l'huile ; il est nécessaire d'écraser la préparation pour mieux séparer les grains d'aleurone. On constate alors que les globoïdes restent colorines tandis que la substance amorphe et le cristalloïde se colorent. Le violet de gentiane donne les mêmes résultats.

Formation des grains d'aleurone pendant la maturation de la graine, particulièrement au point de vue de la formation des globoïdes.

Des granules métachromatiques apparaissent de très bonne heure pendant le développement de la graine, soit bien avant la lignification des téguments, dans le Ricin ou la Courge, et alors qu'il n'existe pas encore de cristalloïdes, ni de « substance amorphe ». Dans la graine en voie de développement les granules métachromatiques apparaissent non seulement dans le nucelle, où ils sont fort rares, dans les jeunes cellules de l'albumen, où ils sont particulièrement abondants au niveau des épidermes de ces tissus, mais encore dans les téguments où ils existent également à l'état fréquent dans les cellules épidermiques.

Étant donnée la destinée de ces tissus, on voit qu'un certain nombre de ces corpuscules sont des formations transitoires.

On les aperçoit, le plus souvent, à l'état de granulations très petites, ou plus ou moins volumineuses, dans l'intérieur des vacuoles dont le cytoplasma est creusé à ces stades ; ce n'est qu'ultérieurement, et à une époque assez rapprochée de la maturité, que « cristallise » la substance protéique sous forme de cristalloïde. On trouve, en outre, dans les téguments, de nom-

breux petits corps de formation transitoire, rougissant par l'iode, qui représentent de l'amylodextrine.

L'aspect cytologique des tissus dans la graine jeune rappelle celui qu'ils prendront aux stades avancés de la germination. Nous montrerons plus loin que ce sont, en effet, les granules métachromatiques qui subsistent les derniers parmi les éléments du grain d'aleurone lorsque ceux-ci se dissolvent pendant la germination. Il arrive un moment où ce sont les seuls corps figurés qui occupent encore les vacuoles du protoplasma devenu spongieux. Ce sont également eux, comme nous venons de le décrire, qui apparaissent les premiers dans les vacuoles du cytoplasma de la graine en voie de formation.

La technique que nous rappelons ici permet de modifier l'exposé que fait Wakker de la formation des grains d'aleurone, dans son mémoire classique.

Suivant cet auteur, on voit apparaître d'abord le cristalloïde au sein de la vacuole, ce serait aussi ce corps qui subsisterait le dernier dans les vacuoles, au cours de la germination ; ceci pour le Ricin, par exemple. Dans la figure qu'il donne on voit, en effet, des cristalloïdes occupant les vacuoles à l'exclusion des globoïdes, seulement il faut remarquer que les préparations décrites ont été fixées par une solution formée d'un mélange des acides osmique, picrique et acétique, qui, à cause de ce dernier, fait disparaître les globoïdes. Dans d'autres cas, avec l'*Helianthus* par exemple, Wakker ne fait pas intervenir le fixateur précédent, aussi l'élément qu'il représente dans les vacuoles, et qui est encore seul à les occuper au stade jeune qu'il étudie, est-il bien un globoïde avec tous ses caractères de forme et de structure, mais, trompé sans doute par les résultats obtenus en faisant agir le Flemming, il les interprète comme étant des débuts de formation de cristalloïde.

L'ordre de formation des enclaves dans la vacuole albuminigène est d'une importance certaine pour l'étude de la cristallisation et de la concrétion des matières albuminoïdes, dont les grains d'aleurone constituent de si intéressants matériaux.

En somme, l'apparition des globoïdes, sous forme de granules métachromatiques, précède celle des cristalloïdes

et de la substance amorphe dans les vacuoles cytoplasmiques, contrairement à l'opinion de Wakker pour qui le cristalloïde se forme d'abord. Des granulations, possédant les propriétés des globoïdes, se manifestent de bonne heure, non seulement dans le nucelle et l'albumen, mais aussi dans les téguments, là où ne se formeront pas de grains d'aleurone. Contrairement à l'opinion admise, la substance du globoïde peut donc avoir, dans la graine, une vie distincte du grain d'aleurone ; elle peut exister en dehors de lui, et ne constitue pas nécessairement une enclave de ces grains. Il peut y avoir des grains d'aleurone sans globoïde, le haricot, par exemple et des granulations, équivalentes aux globoïdes par leurs propriétés, sans grains d'aleurone proprement dits.

Évolution du grain d'aleurone, et particulièrement du globoïde, dans la graine en voie de germination.

A. — Globoïdes.

Nous décrirons ce qui se passe au cours de la germination successivement dans le Ricin, la Courge et le Lupin.

1° *Ricin.* — Dès les premiers jours, les globoïdes se gonflent et se fragmentent (Pl. III, fig. 4, 5, 10 ; Pl. IV, fig. 6, 5). Ils se disposent autour du cristalloïde tandis que ce dernier se sectionne et se dissout peu à peu (Pl. III, fig. 4, 5 ; Pl. IV, fig. 6). Pendant qu'au sein de la substance amorphe le cristalloïde est en voie de dissolution, la quantité de la substance des globoïdes paraît s'accroître (Pl. III, fig. 4 ; Pl. IV, fig. 5). Ce fait résulte d'un gonflement considérable. On constate fréquemment, en outre, l'apparition de fines granulations métachromatiques dans le cytoplasma. Au bout de trois jours environ, le cristalloïde, ou les fragments qui proviennent de sa division, sont très réduits et comme en train de fondre dans la masse amorphe, tandis que les grains rouges sont toujours abondants. Vers le quatrième jour la protéine du cristalloïde imprègne la masse amorphe, dont l'aspect est grossièrement granuleux et que ponctuent encore des corpuscules métachromatiques. Enfin, vers le cinquième jour, les grains d'aleurone ont perdu toute individualité, çà et là s'observent quelques restes de cristalloïde

et de gros granules métachromatiques provenant de la fusion de ceux qui existaient aux stades précédents (Pl. III, fig. 6, 7). A ces stades, les sels minéraux, comme nous l'avons constaté pour la magnésie, subsistent encore, et la magnésie donne de beaux cristaux avec la solution ammoniacale d'oxalate d'ammoniaque et phosphate de soude. Le protoplasma prend l'aspect vacuolaire. Vers le huitième jour le protoplasma est devenu uniformément vacuolaire et l'on trouve encore, dans quelques vacuoles, de rares grains rouges (Pl. III, fig. 8).

2° *Courge.* — Dans la Courge, la marche générale des transformations des réserves est moins rapide. Vers le quatrième ou cinquième jour la protéine, au lieu de disparaître, s'agglomère en masses aux formes les plus bizarres (Pl. IV, fig. 8 à 12) ; quant aux granules métachromatiques, ils sont très abondants et, particulièrement dans les cellules périphériques des cotylédons, ils se fusionnent en énormes sphères, peu nombreuses, occupant les larges vacuoles dont le protoplasma est creusé (Pl. III, fig. 13). Ces corpuscules sont le plus volumineux dans les assises sous-épidermiques ; ils présentent, avec une netteté particulière, la structure à zones concentriques que nous avons décrite plus haut. Dans les assises plus profondes ils sont encore nombreux mais beaucoup moins volumineux ; enfin, du côté de l'épiderme interne, ils ont plus ou moins totalement disparu. Dans les cellules de l'épiderme externe (inférieur de la feuille cotylédonaire) ils sont à l'état de granules très ténus, disséminés dans le cytoplasma dense.

On retrouve encore de gros grains rouges dans les germinations de dix à vingt jours, comportant des hypocotyles de 2 à 4 centimètres et des cotylédons commençant à verdir. Les plus gros se trouvent dans des vacuoles ; il en existe, en outre, à l'état finement pulvérulent, dans la trame cytoplasmique. On observe parfois aussi, à ces stades, des agglomérations de ces sphères de tailles différentes et l'on a ainsi des masses rouges volumineuses dont l'aspect est, pour ainsi dire, levuriforme et comme bourgeonnant ; elles se trouvent dans la large vacuole qui a refoulé à ce moment le protoplasma contre la paroi de la cellule (Pl. III, fig. 11). Sans affecter cette forme spéciale, la substance métachromatique

peut prendre, à ces stades, les formes les plus irrégulières de corps allongés et étranglés ou à contour irrégulièrement ondulé.

Dans les germinations de vingt-deux ou vingt-trois jours, ces corps sont devenus très rares et leur taille est minime, et c'est seulement à partir de ce moment, l'hypocotyle ayant plus de 4 centimètres de longueur, que l'on n'en trouve à peu près plus de traces dans les cotylédons dont le protoplasma a pris une structure homogène.

3° *Lupin.* — L'aleurone du Lupin blanc était considéré, par certains auteurs, comme dépourvu d'inclusions ; nous y avons décrit des granules métachromatiques que l'on met particulièrement bien en évidence en traitant la préparation par la potasse avant de la colorer.

Dès les premiers stades de la germination les grains d'aleurone, de polyédriques qu'ils étaient, deviennent sphériques (Pl. IV, fig. 3), les granules rouges se répartissent bientôt uniformément dans la cellule. Après vingt-quatre heures, l'aleurone a perdu son individualité, le contenu cellulaire est à peu près homogène et seulement parsemé de granules métachromatiques plus volumineux, mais moins nombreux qu'aux stades antérieurs (Pl. IV, fig. 4). Il faut noter que le temps nécessaire aux transformations est très variable et relatif à la manière dont s'est effectuée la pénétration de l'eau dans la graine (Voy. Godfrin (1). Ces corpuscules sont généralement logés dans de petites vacuoles.

Protoplasma et granules intercellulaires. — Signalons ce fait que l'on voit fréquemment dans le Ricin, le Lupin ou la Courge, de très nombreux corpuscules intercellulaires ; ils peuvent être très ténus ou volumineux lorsque leur abondance a entraîné leur fusionnement. On peut observer parfois, surtout au niveau des assises périphériques, des bandes rouges continues de substance métachromatique qui marquent le contour des cellules (Pl. III, fig. 10).

Cette observation cadre bien avec celle de Kny, qui a signalé et étudié le protoplasma intercellulaire de la graine de Lupin.

Les cristalloïdes.

La protéine des cristalloïdes des grains d'aleurone présente, dans certains cas, au cours de la germination une évolution spéciale qu'il est bon de signaler. Le bleu de méthylène, le bleu Borrel, et surtout le bleu polychrome, après décoloration au Glycerinäthermischung, donnent à la protéine une teinte bleue plus ou moins prononcée, qui permet d'en suivre facilement l'évolution. Si la fixation a été opérée au Lenhossek la coloration est d'un bleu un peu verdâtre. Ajoutons que ces cristalloïdes se colorent également par l'éosine, la safranine, etc. ; ils sont donc amphophiles, tandis que les corpuscules métachromatiques sont basophiles.

Dans le Ricin, les phénomènes qui se produisent au cours de la germination sont connus : dès le début les cristalloïdes se fragmentent ; vers le troisième jour, les fragments diminuent et semblent fondre dans la masse amorphe qui devient grossièrement granuleuse (Pl. III, fig. 5). Les granules métachromatiques sont toujours très abondants et subsistent alors que les cristalloïdes ont perdu l'état d'éléments figurés.

Dans la Courge, les phénomènes sont différents. Déjà vers le quatrième ou cinquième jour, les cristalloïdes, surtout dans les cellules basilaires et périphériques des cotylédons, ont perdu leur forme ; ils ont pris des contours arrondis et sont comme boursouflés, puis ils se fusionnent entre eux, formant de grosses masses à contours lobés, à aspect levuriforme et quelquefois coralloïde (Pl. IV, fig. 8 à 12) ; elles deviennent plus compactes et arrivent à être énormes par rapport à la cellule ; elles présentent fréquemment des trous à leur surface qui peuvent provenir soit de la fusion incomplète des masses arrondies primitivement isolées, soit de la digestion s'opérant à ces stades de germination (Pl. IV, fig. 8, 9 et 12). Plus tard les corps protéiques perdent toute homogénéité, ils deviennent granuleux et le contenu cellulaire prend tout entier cet aspect. Enfin, après disparition de toute trace de protéine en tant qu'élément figuré, le cytoplasma devient homogène et vacuolaire. La protéine disparaît bien avant la substance métachromatique des corpuscules.

Le noyau.

Le noyau des cellules de l'albumen ou des cotylédons des graines de Ricin ou de Courge présente, à l'état de vie ralentie, une forme étoilée et offre de fines granulations de chromatine, irrégulièrement réparties dans sa masse, ainsi qu'un nucléole (Pl. III, fig. 1, 2, 3). Pendant la germination et surtout durant la période la plus active de la digestion des réserves, le noyau et le nucléole se gonflent beaucoup, triplant souvent de diamètre. Le noyau prend alors une forme vésiculaire (Pl. III, fig. 6, 4, 5, 13).

Lorsque la germination est avancée (Pl. IV, fig. 5, 6) et les réserves digérées, les noyaux des cellules des cotylédons de la Courge (Pl. III, fig. 13) ou de l'albumen du Ricin perdent la netteté de leur contour, en même temps que leur forme globuleuse; ils présentent finalement un aspect amœboïde avec contour se confondant plus ou moins avec les trabécules du cytoplasma. La membrane perd toute netteté dans cette forme que l'on peut considérer comme représentant un stade de dégénérescence; son aspect rappelle cependant celui qu'il présentait pendant la période de repos de la graine.

Notons que les nucléoles offrent parfois avec la thionine, le bleu Borrel, etc., une métachromasie assez faible, et différente de celle des globoïdes et granules métachromatiques. Rien dans les faits que nous avons observés ne nous permet de conclure à des relations existant entre les nucléoles et les granulations colorables du cytoplasma.

Chez le Lupin, les phénomènes nucléaires sont analogues et le noyau présente les mêmes caractères, mais il convient, pour l'observer facilement, de soumettre au préalable la préparation à l'action de la potasse à 5 p. 100.

Caractères histo-chimiques de la substance organique azotée des globoïdes. Comparaison avec la volutine des corpuscules métachromatiques des Protistes.

La matière organique azotée, déjà signalée par Pfeffer et Posternak, qui sert de substratum aux substances minérales

des globoïdes et dont nous avons mentionné plus haut certaines propriétés qu'elle possède en commun avec la volutine, peut-elle être considérée comme voisine de celle-ci, ou bien n'a-t-elle avec elle que des rapports superficiels ? Pour élucider cette question, nous allons comparer les caractères histo-chimiques des globoïdes et de la volutine, en multipliant autant que possible les points de comparaison.

A. *Caractères histo-chimiques des globoïdes de l'aleurone.* — Nous avons établi les caractères suivants, en collaboration avec M. Guilliermond :

a. *Colorations vitales.* — Les globoïdes ne se colorent pas sur le frais, ni par le rouge neutre, ni par le bleu de méthylène. Au contraire, Guilliermond a montré que les corpuscules métachromatiques fixent énergiquement ces deux colorants dans les cellules vivantes.

b. *Colorations après fixation.* — Les globoïdes se colorent électivement et d'une manière métachromatique, avec la plupart des couleurs basiques d'aniline bleues ou violettes (bleu de méthylène, bleu polychrome de Unna, brillant Kresylblau, bleu de crésyl B B, bleu de toluidine, thionine, violet de gentiane, violet de méthyle, violet de crésyl BB), comme la volutine.

Ils fixent également, comme cette dernière : la safranine, le vert de méthyle, l'hématoxyline cuprique, la fuchsine phéniquée de Ziehl et le rouge de ruthénium ; ils se colorent enfin par l'hématoxyline de Delafield, mais d'une façon un peu différente de la volutine. Par contre, ils ne se colorent ni par l'hématéine, ni par l'hématoxyline ferrique, qui teignent la volutine.

c. *Réactions fondamentales de A. Meyer.* — *Réaction I.* — (*Fixation au formol, coloration au bleu de méthylène, décoloration dans une solution aqueuse à 1 p. 100 d'acide sulfurique.*) La volutine, teinte par le bleu de méthylène, reste seule colorée ; tous les autres éléments de la cellule se décolorent, sauf parfois cependant les nucléoles qui restent colorés quelque temps. Le traitement par une solution d'acide sulfurique à 5 p. 100 suffit, en tout cas, à décolorer immédiatement tous les éléments de la cellule. Meyer considère cette réaction comme essentiellement caractéristique de la volutine, car il a remarqué que tous les

éléments figurés de la cellule, autres que la volutine (pyrénoïdes, amidon, graisses, leucites, noyaux, divers grains de sécrétion), se décoloraient presque immédiatement par cette méthode.

Sur des coupes de graines de Ricin fixées au formol, colorées au bleu méthylène et traitées par une solution à 1 p. 100 d'acide sulfurique, on observe une dissolution immédiate des sels minéraux des globoïdes qui laissent subsister à leur place des vacuoles dans lesquelles on distingue une partie insoluble, sous forme de granules restant colorés par le bleu de méthylène et correspondant vraisemblablement à la substance qui déterminait la coloration des globoïdes. Tout le reste de la cellule se décolore assez rapidement (Pl. IV, fig. 7). Cette réaction avait été déjà essayée par Meyer sur les globoïdes et l'avait amené à penser que ces corps renfermaient une substance voisine de la volutine.

Réaction II. — (*Traitement de préparations colorées au bleu de méthylène par l'iodo-iodure de potassium, puis par une solution aqueuse à 5 p. 100 de carbonate de sodium.*) — La volutine colorée par le bleu de méthylène prend, après le traitement par l'iodo-iodure de potassium, une couleur noir foncé, tandis que le reste de la cellule devient jaune. Une goutte de solution à 5 p. 100 de carbonate de sodium décolore lentement la volutine.

La réaction donne le même résultat pour les globoïdes.

Réaction III. — (*Fixation au formol, coloration au Ziehl, décoloration par une solution aqueuse à 1 p. 100 d'acide sulfurique.*) La volutine se colore intensivement par le Ziehl; après traitement par la solution d'acide sulfurique, elle reste seule colorée, tandis que tous les autres éléments de la cellule se décolorent. Les mêmes résultats sont obtenus par les globoïdes, toutefois les cristalloïdes de protéine ne se décolorent que très lentement.

Réaction IV. — (*Eau bouillante.*) — La volutine se dissout en cinq à dix minutes dans l'eau bouillante. Des coupes de Ricin faites à la main, traitées pendant dix minutes par l'eau bouillante, débarrassées de leur graisse par l'alcool absolu, puis colorées au bleu Unna, montrent toujours leurs globoïdes teints en rouge vineux. La substance colorable des globoïdes est donc insoluble dans l'eau bouillante.

Réaction V. — (*Eau de Javel.*) — L'eau de Javel dissout

la volutine en quelques minutes ; des coupes de graines de Ricin, fixées à l'alcool, traitées par l'eau de Javel, puis teintes par le bleu de méthylène, nous ont montré les globoïdes nettement colorés. La substance colorable de ces corps se comporte différemment de la volutine avec l'eau de Javel, toutefois Meyer a insisté sur la difficulté de cette réaction et sur la nécessité d'employer de l'eau de Javel fraîchement préparée.

Réaction VI. — (*Hydrate de chloral.*) — La volutine est rendue insoluble après traitement pendant cinq minutes dans l'hydrate de chloral. Des coupes de Ricin fixées par l'alcool, traitées par l'hydrate de chloral, puis colorées par le bleu de méthylène, ont montré des globoïdes nettement colorés.

Réaction VII. — (*Fixation au formol, eau bouillante.*) — La volutine se trouve fixée par le formol et devient insoluble dans l'eau bouillante. On obtient le même résultat pour les globoïdes.

Réaction VIII. — (*Coloration au bleu de méthylène, traitement par une solution aqueuse à 5 p. 100 de carbonate de soude.*) La volutine colorée par le bleu de méthylène se décolore immédiatement par le carbonate de soude. La réaction s'est montrée la même pour les globoïdes.

Les autres réactions de Meyer sont considérées par cet auteur comme moins importantes (1) ; nous avons essayé la plupart

(1) Suivant l'opinion de M. Guilliermond, beaucoup des réactions de Meyer ne paraissent pas très probantes. La méthode suivie par cet auteur ne semble pas en effet exempte de critique. A. Meyer a procédé de la manière suivante : il étale une bactérie, ou un autre microorganisme, sur une lame de verre et place cette dernière pendant un temps déterminé dans un cristallisoir renfermant le réactif qu'il veut essayer. Ensuite il lave la préparation et la colore au bleu de méthylène. S'il y a coloration des granules, il est évident que la volutine est insoluble dans le réactif ; si, au contraire, la coloration ne s'effectue pas, Meyer admet que la volutine s'est dissoute. Cette dernière conclusion est discutable. Nous avons dit, en effet, que différents réactifs chimiques agissaient sur la volutine, non en la dissolvant, mais en supprimant son affinité pour les colorants. Lorsqu'on a affaire à une cellule relativement grosse, où les corpuscules métachromatiques sont nettement visibles sans coloration, on aperçoit alors ces corps incolores dans les vacuoles, ce qui prouve bien qu'ils ne sont pas dissous. Les corpuscules métachromatiques sont excessivement sensibles à l'action de certaines substances dont la présence suffit à annihiler leur pouvoir de coloration. Un exemple de ce phénomène nous est offert par la fixation à l'acide picrique ou au picroformol qui fixe bien les corpuscules métachromatiques, mais dont l'action de l'acide picrique entrave la coloration qui ne peut plus s'effectuer qu'après un lavage prolongé et encore avec certaines teintures seulement.

d'entre elles sur les globoïdes et nous donnons ici un tableau résumant les résultats obtenus.

RÉACTIONS DE MEYER (*suite*)	VOLUTINE	GLOBOIDES
Réaction A. — Réactif de Millon.	Dissolution immédiate.	La protéine se colore en rouge, les globoïdes restent incolores et ne semblent pas se dissoudre.
Réaction B. — Sirop de sucre de canne, acide sulfurique concentré.	La volutine ne rougit pas.	Les globoïdes se dissolvent immédiatement.
Réaction C. — Chlorhydrate de vanilline.	La volutine ne se colore pas et se dissout lentement.	Les globoïdes se dissolvent immédiatement.
Réaction D. — Liqueur de Fehling.	Pas de coloration.	Les globoïdes se gonflent et se dissolvent laissant à leur place d'énormes vacuoles.
Réaction E. — Iodo-iodure de potassium.	Coloration jaune.	Coloration jaune des cristalloïdes de protéine. Les globoïdes restent incolores.
Réaction F. — Chloro-iodure de zinc.	Coloration jaune.	Pas de coloration des globoïdes. Les cristalloïdes de protéine se colorent en jaune.
Réaction G. — Alcool absolu, eau bouillante.	L'alcool absolu fixe la volutine et la rend insoluble dans l'eau bouillante.	Les globoïdes sont insolubles.
Réaction H. — Alcool, éther, chloroforme.	La volutine est insoluble.	Les globoïdes sont insolubles.
Réaction I. — Acides.	HCL, SO^4H^2 à 5 p. 100 et AzO^3H à 25 p. 100 dissolvent immédiatement la volutine; SO^4H^2 à 2 p. 100 la dissout en 24 heures.	Les globoïdes se dissolvent immédiatement par les acides, même à très faible concentration.

Au point de vue des colorants, les globoïdes se comportent exactement comme la volutine, sauf qu'ils ne prennent pas le rouge neutre sur le frais et qu'ils ne se colorent ni par l'hématéine, ni par l'hématoxyline après fixation.

Au point de vue des réactions micro-chimiques, ils présentent, d'une manière très nette, les réactions I, II, III, VI, VIII, de Meyer, considérées par cet auteur comme essentiellement caractéristiques de la volutine ; par contre, ils diffèrent de la volutine par la manière dont ils se comportent vis-à-vis des réactions IV, V et VII et par quelques autres réactions considérées comme moins importantes.

On peut, peut-être, expliquer ces différences entre les globoïdes et la volutine par le fait de la présence des sels organiques qui, dans les globoïdes, pourraient entraver certaines colorations, notamment la coloration vitale au rouge neutre ; à coup sûr elle entraîne, chez les globoïdes, des propriétés chimiques très différentes de celles de la volutine.

Les acides très dilués paraissent agir en dissolvant les globoïdes, tout en laissant subsister un résidu correspondant à la substance colorable de ces corps.

Il paraît donc résulter de l'ensemble de leurs réactions micro-chimiques, que les globoïdes renferment, outre les sels organiques que l'on connaît, une substance azotée qui présente de grandes analogies avec la volutine et qui semble voisine de cette dernière.

Pfeffer (1, p. 177) a constaté, après la dissolution des globoïdes sur une coupe traitée par la potasse concentrée, la présence d'un résidu azoté colorable par l'iode et la teinture d'aniline et paraissant de nature protéique. Plus récemment Tschirch et Kritzler (1) ont signalé dans les globoïdes l'existence de globulines et, selon eux, ces globoïdes auraient perdu leurs caractères albuminoïdes par suite de leur combinaison avec le Ca et le Mg. Il est très vraisemblable que certaines des matières azotées observées dans les globoïdes correspondent à la substance colorable que nous considérons comme voisine de la volutine.

Les caractères morphologiques, ainsi que les caractères biologiques : présence, origine, évolution, rapprochent encore les globoïdes des corp. métachromatiques des Protistes. C'est ainsi qu'ils se présentent comme eux sous la forme de corpuscules plus ou moins volumineux, capables de se réunir en masses de taille plus forte ; il est vrai que les globoïdes, chez certaines espèces, se présentent avec un contour mamelonné, mais les cor-

puscules métachromatiques offrent parfois aussi un contour irrégulier. Les globoïdes, comme les corp. métachromatiques, présentent généralement un contour plus dense ou, pour ne pas préjuger de la densité, plus fortement colorable, et une région centrale moins colorable; à tel point qu'on a pu se demander si l'on n'avait pas affaire, en réalité, à des sphères creuses.

Comme les corpuscules métachromatiques, les globoïdes se forment en même temps que les réserves typiques : graisse, amidon, dextrine (souvent transitoires), ou un peu avant qu'elles n'aient été accumulées. Leur quantité maximum correspond à la maturation complète (comme dans les asques et les sporanges). Ils sont absorbés au moment de la germination de la graine, comme les corpuscules métachromatiques paraissent consommés au moment de la transformation du sac ascogène ou du sporange encore homogène, en masse de spores. Notons, en outre, que ces divers faits militent en faveur du rôle de substance de réserve à attribuer aux corp. métachromatiques comme aux globoïdes.

Structure des globoïdes.

On n'a pas signalé, à notre connaissance du moins, dans les corpuscules métachromatiques, la structure que nous avons rencontrée chez les globoïdes.

Les globoïdes, après fixation et coloration au bleu Unna, par exemple, se présentent généralement sous forme de globules plus fortement colorés à la périphérie qu'au centre. Souvent, aussi, ils offrent une zone centrale ou excentrique plus foncée, et enfin, dans les cas les plus complexes, une série de zones alternativement plus claires et plus sombres à partir d'un hile excentrique et lui-même plus foncé. Les zones externes peuvent être très pâles. Cette disposition est déjà sensible dans la graine à l'état de vie ralentie, mais elle l'est beaucoup plus à certains stades de la germination où ces corps semblent avoir subi une sorte de gonflement : par exemple dans les cotylédons de Courge, vers le dixième jour, où l'on constate la présence dans la cellule d'énormes granules métachromatiques; il y en a souvent un seul par cellule situé dans une grande vacuole (Pl. III, fig 13). Le fait d'un corps devenu unique tandis qu'il existait de nom-

breux globoïdes avant la germination, fait supposer que ceux-ci se sont non seulement gonflés mais encore fusionnés.

La constatation que pendant les premiers stades de la germination les corpuscules augmentent en nombre, en même temps qu'en volume, pourrait faire penser un instant à la production, au début de la germination, de néoformations. Nous ne pensons pas que cette explication puisse être admise car nous avons pu provoquer artificiellement, aux dépens des globoïdes préexistants, un semblable aspect. En effet, en faisant agir sur une préparation d'albumen de Ricin non germé une solution ammoniacale concentrée d'oxalate d'ammoniaque et de chlorydrate d'ammoniaque dans l'eau, en lavant la coupe, en la passant à l'alcool et en la colorant, on remarque que les grains se sont gonflés et ont pris la structure remarquable qu'ils offrent à des stades déjà avancés de la germination. Il semble que ce gonflement considérable et cette structure atteignent leur maximum de netteté aux stades qui précèdent immédiatement la dissolution. En effet, en augmentant un peu la concentration de la solution minérale employée ci-dessus, tout le globoïde disparaît sans qu'il en reste de traces et la coloration ultérieure au bleu Unna ne permet plus de distinguer que le réseau protoplasmique. Aux stades les plus avancés, les zones les plus externes du globoïde paraissent avoir plus ou moins complètement perdu la faculté de se colorer.

On peut se demander si cette structure n'est pas le résultat de la fixation ; on peut même se demander si elle correspond à une véritable différenciation de la matière en zones concentriques ou s'il ne s'agit pas simplement d'un phénomène physique comparable aux anneaux de Newton, par exemple? Nous répondrons à cela que cette différenciation en couches de consistances différentes existe réellement, au moins dans la préparation fixée, car, en écrasant celle-ci on peut arriver à déboîter, pour ainsi dire, les couches les unes des autres et à expulser le corpuscule le plus central; en outre, l'absence de régularité des contours des zones emboîtées fait immédiatement abandonner cette hypothèse à qui a vu des préparations.

L'analogie de l'aspect de cette structure avec celui que présentent les grains d'amidon nous a fait comparer les zones

en question aux couches alternativement plus et moins hydratées des grains d'amidon. Quoi qu'il en soit, cette structure répond à une absence d'homogénéité de la substance des globoïdes.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous nous sommes particulièrement attaché dans cette étude à caractériser la substance organique azotée, déjà signalée par Pfeffer, qui sert de substratum aux sels minéraux des globoïdes des grains d'aleurone. Nous avons indiqué, dans ce but, de nombreuses colorations et réactions histo-chimiques.

Parmi les colorations, il faut mettre hors de pair celle que l'on obtient avec les couleurs basiques d'aniline allant du bleu au violet, qui donnent, avec les globoïdes, une coloration métachromatique d'un beau rouge.

Cette métachromasie fournit une méthode très sûre et très nette pour la recherche des globoïdes dans les graines. Grâce à elle, et à une technique plus perfectionnée que celle mise en œuvre par les anciens auteurs, nous avons pu reprendre l'étude de l'aleurone de certaines graines. Nous avons caractérisé quelques types à l'état de vie ralentie, nous avons suivi l'évolution de l'aleurone pendant la germination, ainsi que pendant la maturation de la graine. Nous donnons quelques figures qui pourraient servir à compléter certains dessins accompagnant les beaux mémoires classiques de Pfeffer, Wakker, etc. On trouvera, au cours de notre travail, quelques faits nouveaux, sur lesquels nous ne pouvons insister ici.

Contrairement à l'opinion admise que les globoïdes n'existent que comme enclaves des grains d'aleurone, nous avons constaté qu'il existait des granules de leur substance à l'état isolé, dans les téguments (où ils sont transitoires) et dans les autres tissus de la graine en voie de maturation. Au cours de la germination, ils persistent seuls, pendant quelque temps, après la dissolution du grain d'aleurone. Dans certaines graines adultes (marron d'Inde, par exemple) des granules analogues existent en dehors de grains d'aleurone proprement dits. Dans les graines à grains d'aleurone avec globoïde, on observe d'ailleurs souvent, en

dehors de ces grains, dans le cytoplasma intracellulaire et parfois, aussi, intercellulaire, des granulations présentant les caractères des globoïdes.

Une longue comparaison des propriétés histo-chimiques, et des colorations que peuvent prendre les « corpuscules métachromatiques » d'une part, et les globoïdes d'autre part ; celle de leurs propriétés physiologiques, telles que : présence, origine, évolution, nous porte à rapprocher la substance organique azotée des globoïdes de la substance des corpuscules métachromatiques des Protistes et autres organismes inférieurs. Il ne s'agit pas, sans doute, de substances identiques, mais de substances ayant de nombreuses propriétés communes et rentrant dans une même catégorie. D'ailleurs A. Meyer, étudiant la substance des corpuscules métachromatiques des Protistes, substance qu'il désigne sous le nom de volutine, fait remarquer qu'il existerait non pas une volutine, mais *des* volutines. Ce sont pour lui des substances de réserve constituant une catégorie physiologique de corps, au même titre que les graisses, les hydrates de carbone, etc. Seulement, tandis que ces corps ne renferment que des atomes de H, O et C, les volutines offrent vraisemblablement des atomes de Az et Ph, en combinaison organique.

Il est inutile d'insister sur l'intérêt qu'il pourrait y avoir à démontrer la continuité d'un groupe de corps qui paraissent très répandus et très abondants, non seulement chez les Protistes (Algues, Champignons, Bactéries, Trypanosomes, etc.), mais encore chez les plantes supérieures et les animaux.

Le rapprochement des « corpuscules métachromatiques » des Protistes de la substance organique azotée des globoïdes, permet de préciser le rôle des premiers en venant confirmer l'hypothèse qui leur attribue la valeur de substances de réserve. Cette hypothèse est encore étayée par le fait de l'existence de granules, ayant des propriétés analogues, dans diverses assises de l'anthère, mais surtout dans les assises nourricières ; ils présentent là, particulièrement, une analogie avec les granules des *Mastzellen* des tissus animaux.

Enfin, au cours de ces observations, poursuivies pendant

plusieurs années, nous avons noté certains détails de cytologie se rapportant à d'autres éléments que le grain d'aleurone, le noyau notamment, que l'on retrouvera exposés au cours de notre travail.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Beauverie et Guilliermond, Études sur la structure du *Botrytis cinerea*. *Centralbl. f. Bakteriol.*, XV, 1903, p. 275-282, 311-320.

— 1. Note préliminaire sur les globoïdes et certaines granulations des graines ressemblant par quelques-unes de leurs propriétés aux corpuscules métachromatiques. *C. R. Acad. des Sc.*, avril 1906.

Beauverie (J.), 2. Études sur les corpuscules métachromatiques des graines. *Bull. de la Soc. de Biol.*, 1906.

— 3. Évolution des corpuscules métachromatiques des graines pendant la germination. *C. R. Acad. des Sc.*, novembre 1906.

— 4. Évolution de la protéine et du noyau des graines pendant la germination. *Bull. de la Soc. de Biol.*, novembre 1906.

— 5. Étude de faits nouveaux concernant les réserves de la graine et leur évolution pendant la germination. *Congr. de l'Assoc. franç. pour l'avanc. des Sc.*, Lyon, 1906.

— 6. Observations sur la formation des grains d'aleurone pendant la maturation de la graine. *C. R. Acad. des Sc.*, déc. 1907.

— 7. (En collaboration avec M. Guilliermond.) Caractères histo-chimiques des globoïdes de l'aleurone. *Bull. de la Soc. de Biol.*, 21 mars 1908.

Conte et Vaney, *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXXV, 1902.

Czapek (F.), *Biochemie der Pflanzen*, Iena, 1905, t. II, p. 145-159.

Guilliermond (Voy. Beauverie).

Guilliermond, 1. *Bull. de l'Inst. Pasteur*, 1906.

— 2. Quelques faits relatifs à la cytologie des graines de Graminées lors de la germination. *C. R. de l'Ass. franç. pour l'avancement des sciences*, p. 391. Congrès de Lyon, 1906.

— 3. Observations cytologiques sur la germination des graines de Graminées. *C. R. Acad. des Sc.*, 26 novembre 1906.

— 4. Nouvelles recherches sur la cytologie des graines de Graminées. *C. R. Acad. des Sc.*, 22 juillet 1907.

— 5. Sur les grains d'aleurone des Graminées. *C. R. de la Soc. de Biol.*, 27 juillet 1907.

— 6. Remarques sur la structure des grains d'aleurone des Graminées. *C. R. Acad. des Sc.*, 4 novembre 1907.

— et Mawas, 7. Caractères histo-chimiques des granulations des *Mastzellen*, et rapport de ces corps avec la volutine des Protistes. *C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LXIV, p. 307, 22 février 1908.

Joffrin (H.), Action de l'eau sur l'aleurone du Lupin blanc. *Rev. gén. de Botan.*, p. 327, 1906.

Ludtke (F.), Beiträge zur Kenntniss der Aleuronkörner. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, t. VII, 1889, p. 282-291.

Meyer (Arthur). — Orientirende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. *Botanische Zeitung*, 1904, p. 113-152.

Mawas (Voy. Guilliermond).

Pfeffer W., 1. Untersuchungen über die Proteïnkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen. *Jahrb. f. wiss. Botanik*, 1872, vol. VIII, p. 429-575.

— 2. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. *Untersuch. a. d. bot. Inst. Tübingen*, 1886, Bd II, S. 179.

Posternak (S.), Sur la composition chimique et la signification des grains d'aleurone. *C. R. Acad. des Sc.*, Paris, 30 janvier 1905.

Regaud et Policard, Recherches sur la structure du rein de quelques Ophidiens. *Archiv. d'anatomie microscopique*, t. VI, 1903.

Tschirch et H. Kritzler, Ber. pharm. Ges., Bd X, Heft 6, 1900, p. 214.

— — Mikrochem. Untersuch. über d. Aleuronkörner. Bonn, 1900.

Vaney (Voy. Conte).

Van Tieghem (Ph.), Hydroleucites et grains d'aleurone. *Journ. de Botan.*, décembre 1888.

Wakker (J.-H.), Studien ueber die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. *Jahrb. f. wissenschaft. Botanik*, 1888, p. 423-496.

Werminski (F.), Ueber die Natur der Aleuronkörner, *Berichte der deutsch. botan., Gesellschaft*, VI, 1888.

Zacharias (E.), Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. *Flora*, t. LXXXI, p. 217-267, pl. V-VII.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE III

Fig. 1. — Albumen de Ricin. Graine non germée. Métachromasie des globoïdes de grains d'aleurone par l'action du bleu polychrome de Unna.
Fig. 1'. — *Id.* Quelques cas de disposition des globoïdes.
Fig. 2. — *Id.* Il existe des granules métachromatiques pariétaux.
Fig. 3. — *Id.* Action du bleu de méthylène.
Fig. 4. — Ricin. Après quarante-huit heures de germination. (Bleu Unna.)
Fig. 5. — Ricin. Après trois jours de germination. (Bleu Unna.)
Fig. 6. — Ricin. Après cinq jours de germination. Cellules de la périphérie de l'albumen : l'aleurone a disparu, les noyaux sont devenus vésiculaires et énormes ; le protoplasma a pris une structure vacuolaire et dans les vacuoles subsistent encore de rares grains rouges. (Bleu Unna.)
Fig. 7. — *Id.* Après cinq jours de germination. Cellules profondes. (Bleu Unna.)
Fig. 8. — *Id.* Après huit jours de germination. (Bleu Unna.)
Fig. 10. — *Id.*, Après quarante-huit heures de germination. Cas de protoplasma intercellulaire avec corpuscules. (Bleu Unna.)
Fig. 11. — Courge, Cotylédon. Germination avancée. (Bleu Unna.)
Fig. 12. — — — Vingt-deux jours de germination. (Bleu Unna.)
Fig. 13. — — Coupe transversale vers la base d'un cotylédon. En bas deux corpuscules métachromatiques au même stade. Graine ayant dix jours de germination (axe hypocotylé, 8 centimètres de longueur). Coloration au bleu Unna après fixation au Lenhossek.
Les figures de cette planche ont été dessinées avec l'oculaire 6 et l'objectif à immersion homogène 1/12, Zeiss.

PLANCHE IV

Fig. 1. — Cellule du cotylédon du Lupin blanc. Graine non germée. Alcool, bleu Unna.
Fig. 2. — *Id.* Après action d'une solution de potasse à 5 p. 100. Alcool, bleu Unna. Les corpuscules qui représentent les globoïdes sont réunis dans la partie centrale des alvéoles qui existent dans le protoplasma apparaissant comme un fin réseau. La protéine a été dissoute.
Fig. 3. — *Id.* Après trois jours de germination. La coupe a été traitée par la solution de potasse à 5 p. 100 et colorée au bleu Unna.
Fig. 4. — *Id.* Germination plus avancée.
Fig. 5 et 6. — Cellules de l'albumen de Ricin, après quelques jours de germination. Fixation au formol, coloration au Giemsa. (L'éosine a coloré la protéine en rose, et le bleu azur a coloré le protoplasma et le noyau en bleu ou violet et les globoïdes en rouge (métachromasie).
Fig. 7. — Cellule de l'albumen du Ricin non germé. La préparation a été colorée au bleu de méthylène et décolorée ensuite par l'action de SO^4H^2 à 1 p. 100.
Fig. 8, 9, 10, 11 et 12. — Évolution de la protéine des cristalloïdes de l'aleurone dans la graine de Courge, au cours de la germination. Fixation au Lenhossek, coloration au bleu Unna.
Les préparations 1 à 5 et 8 à 12 ont été dessinées avec l'oculaire 6 et l'objectif à immersion homogène 1/12 de Zeiss.

ORIENTATION DE L'OVULE DANS LE PISTIL ET DE L'EMBRYON DANS LA GRAINE

CHEZ LES VALÉRIANACÉES

Par Ph. Van TIEGHEM

Dans deux publications récentes, on a montré qu'au point de vue de la direction de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine il existe, d'une part entre les Labiées et les Boragacées, de l'autre entre les Rubiacées et les Caprifoliacées, une différence inaperçue jusqu'ici et qui doit entrer dans la caractéristique de ces familles (1). Chez les Labiées et chez les Rubiacées à carpelles uniovulés (Rubiées et Coffées), en effet, l'ovule anatrope épinaste a son raphé ventral avec plan de symétrie radial et la graine a son embryon incombant ; il en résulte que, dans le fruit, l'embryon a son plan médian radial. Chez les Boragacées et chez les Caprifoliacées, l'ovule anatrope exonaste a son raphé latéral avec plan de symétrie tangentiel et la graine a son embryon accombant : d'où résulte que, dans le fruit, le plan médian de l'embryon est radial, comme dans le premier cas.

Depuis, ayant étendu ce genre d'observations à d'autres familles, on a pu s'assurer que, notamment chez les Valérianacées, les choses se passent sous ce rapport comme chez les Boragacées et les Caprifoliacées.

Des trois carpelles fermés et concrescents qui composent le pistil infère des Valérianacées, un seul est fertile, comme on sait, les deux autres sont stériles à divers degrés. Dans le carpelle fertile, l'unique ovule est attaché au sommet de l'angle interne de la loge, anatrope, pendant, à raphé latéral, exonaste par conséquent et à plan de symétrie tangentiel. Dans la graine, qui est dépourvue d'albumen, l'embryon, qui est oléagineux et aleurique, est renversé et accombant au raphé. Dans le fruit, le plan médian de l'embryon est donc radial.

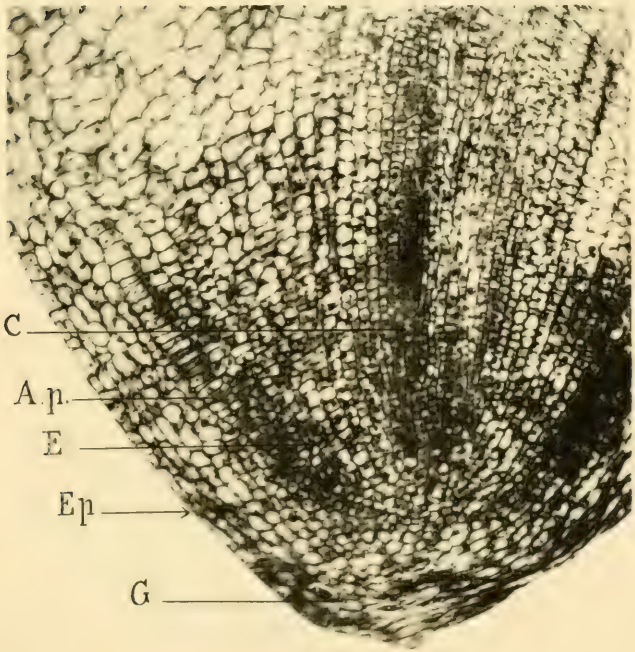
Si, conformément à l'opinion de Payer et de Baillon, l'on admet que l'ovule tourne son raphé en dehors, c'est-à-dire est épinaste avec plan de symétrie radial, on est conduit à regarder l'embryon comme incombant. C'est ce que j'ai dû faire, et encore récemment, tant que je n'avais pas remarqué la véritable orientation de l'ovule (2). Il y a donc là une erreur à corriger.

Les Dipsacacées donnent lieu à une remarque analogue, comme il sera dit dans un prochain travail.

(1) Ce Recueil, V, p. 321, 1907, et VII, p. 128, 1908.

(2) Ph. Van Tieghem : *Éléments de Botanique*, 4e édition, II, p. 610, 1906.

1



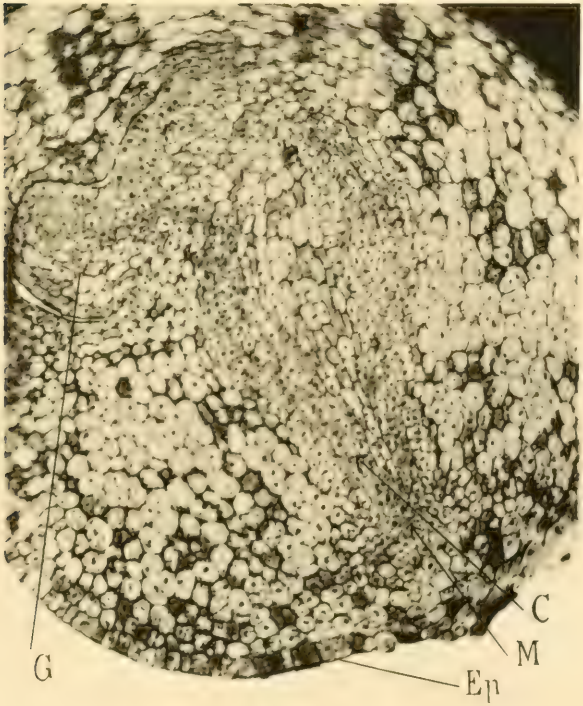
2

1. — Canna coccinea. Ait.
2. — Canna indica L.

Masson & Cie, Éditeurs

Phototypie Berthaud, Paris

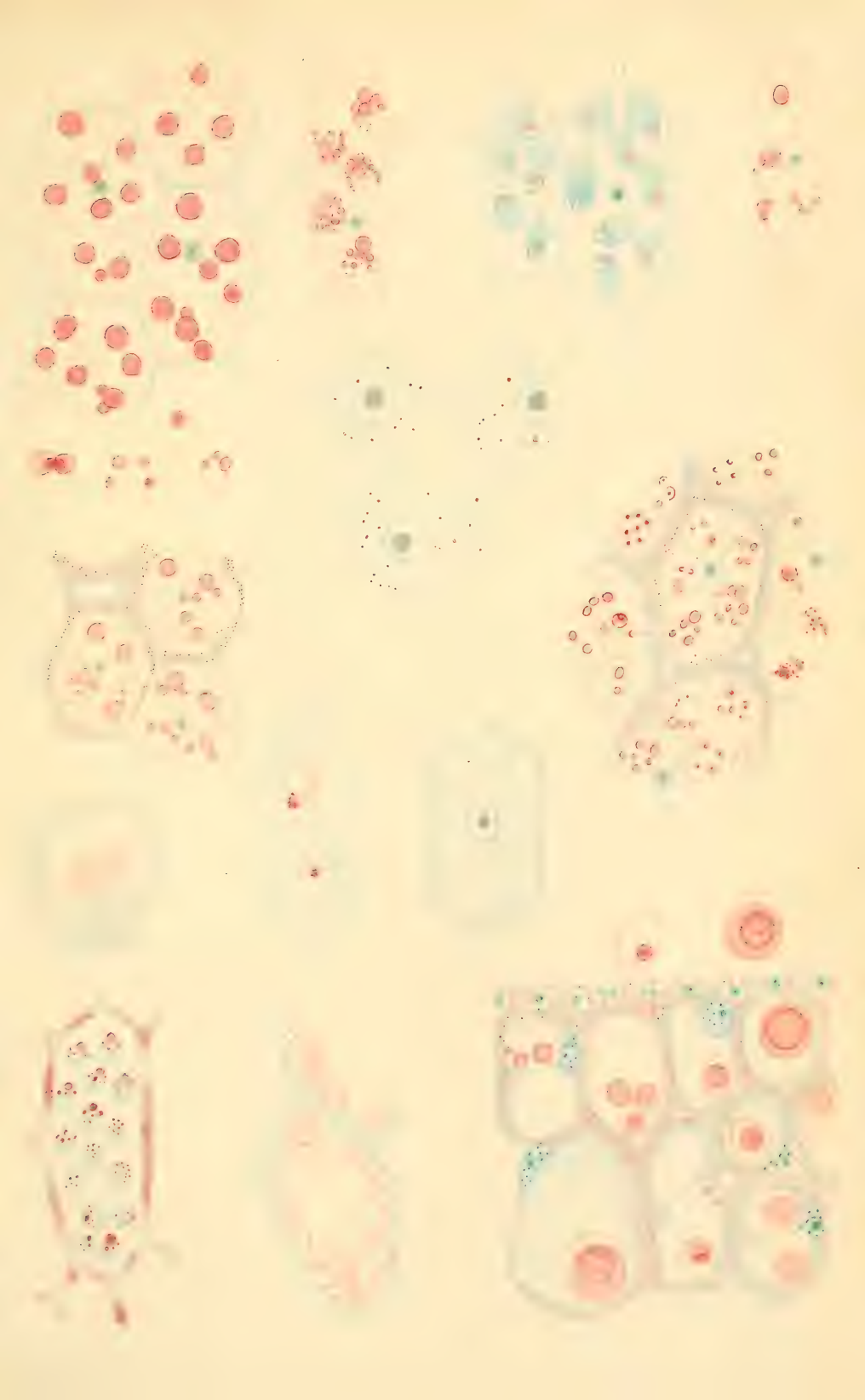
1

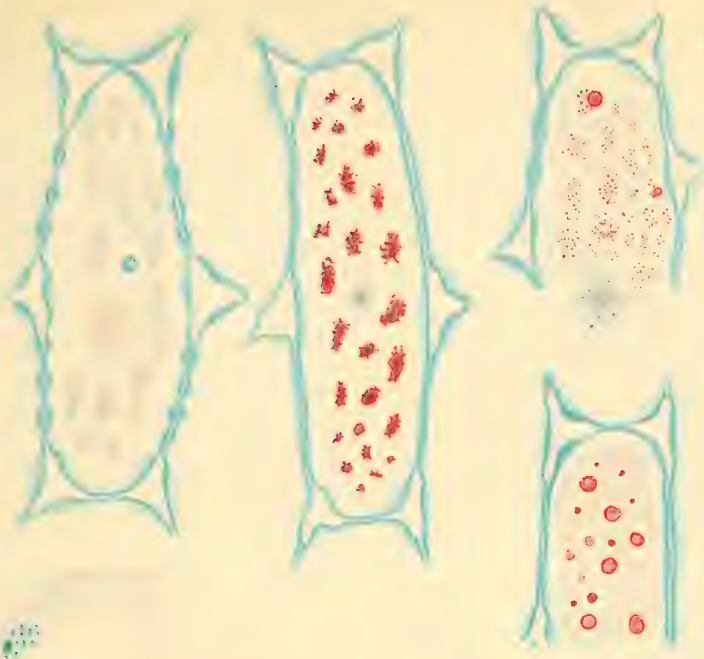


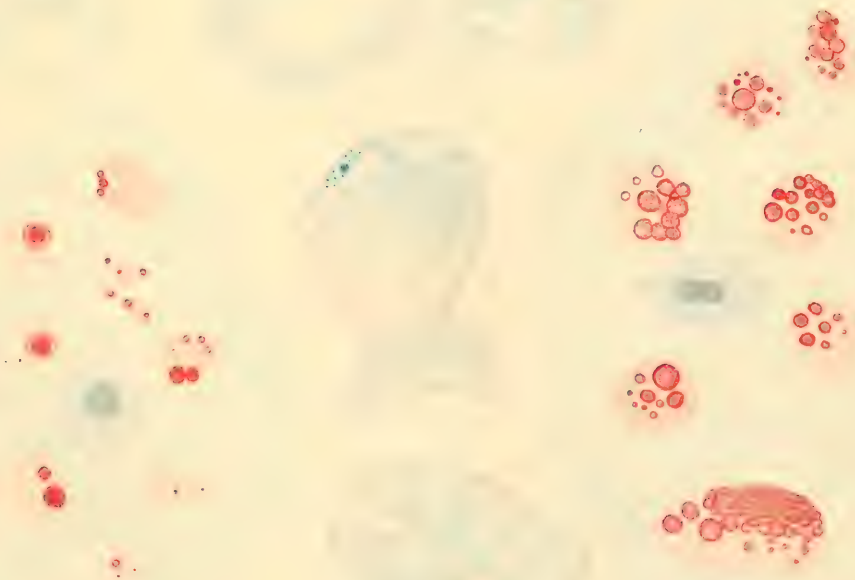
2

1. — Ravenala madagascariensis Sonnerat.
2. — Heliconia Bihaï L.

Masson & Cie, Éditeurs







MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS — VIe ARR.

FLORE GÉNÉRALE

DE L'INDO-CHINE

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

H. LECOMTE
Professeur au Muséum d'Histoire naturelle de Paris

L'ouvrage formera environ 7 volumes gr. in-8 de chacun 500 pages, illustrés de figures dans le texte et de 150 planches hors texte en lithographie, la plupart doubles.

VIENT DE PARAITRE :

TOME II. — Fascicule I

Sabiacées, Anacardiacées, Moringacées, Connaracées
Par H. LECOMTE

1 vol. grand in-8, de 56 pages, avec 7 figures et 1 planche hors texte..... **3 fr. 50**

DÉJA PARUS :

TOME I. Fascicule I. *Renonculacées, Dilléniacées, Magnoliacées, Anonacées*, par FINET et GAGNEPAIN. (112 pages, 14 planches hors texte). **10 fr.**

TOME VI. Fascicule I. *Hydrocharitacées, Burmanniacées, Zingibéracées, Marantacées*, par GAGNEPAIN. (128 pages, 13 figures et 3 planches). **9 fr.**

Vient de paraître :

Galles de Cynipides

RECUEIL DE FIGURES ORIGINALES

EXÉCUTÉES SOUS LA DIRECTION
Du Dr JULES GIRAUD

AVEC UN TEXTE
Par G. DARBOUX et C. HOUARD

1 vol. grand in-4, avec 15 magnifiques planches hors texte en couleurs et 3 planches en noir..... **30 fr.**

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Contribution à l'étude des Mortiérellées, par J. Dauphin.... 1
Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées, par C. L. Gatin..... 113
Contribution à l'étude des grains d'aleurone et particulièrement des globoïdes, par J. Beauverie..... 147
Orientation de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine chez les Valérianacées, par Ph. Van Tieghem..... 176

TABLE DES PLANCHES ET FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches I et II. — Structure de l'embryon des Cannacées et des Musacées.
Planches III et IV. — Structure des grains d'aleurone.
Figures dans le texte 1 à 45. — Structure des Mortiérellées.
Figures dans le texte 1 à 34. — Embryon et germination des Cannacées et des Musacées.

1643-08. — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME VIII. — Nos 4 à 6.

PARIS

MASSON ET Cie, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, Boulevard Saint-Germain

1908

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.

Ce cahier a été publié en février 1909

Les *Annales des Sciences naturelles* paraissent par cahiers mensuels.

Conditions de la publication des Annales des Sciences naturelles

NEUVIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VIII de la Neuvième série sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. Edmond Perrier.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à XX de la Huitième série et les tomes I à VI de la Neuvième série sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume ..... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies,	30 vol.		(*Rare*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie	20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie	20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes. . .	. . . . .		330 fr.

OBSERVATIONS SUR LES DIATOMÉES

Par M. L. MANGIN

COLUMBIA UNIVERSITY
LIBRARY

I

CONSTITUTION CHIMIQUE DE LA MEMBRANE

Historique. — L'existence d'une membrane de nature organique dans les valves siliceuses des Diatomées a été mise en en évidence il y a plus d'un demi-siècle, mais la nature de cette substance n'a pas encore été précisée nettement.

L'incertitude dans laquelle on est resté si longtemps paraît due à deux causes. D'une part, la découverte de la réaction iodée de la membrane cellulosique n'a révélé pendant longtemps, dans la paroi cellulaire, d'autre substance que la cellulose et l'on s'est borné, par extension, sans s'appuyer sur des recherches spéciales, à appliquer à la plupart des membranes végétales les données que les réactifs iodés, longtemps seuls en usage (chlorure de zinc iodé, acide sulfurique iodé), avaient précisé pour quelques tissus. D'autre part, le squelette siliceux de la plupart des Diatomées, au moins des Diatomées de fond, est si facile à isoler par la calcination, que les diatomistes ont fondé la systématique des nombreux genres de cette famille sur la constitution des valves siliceuses, sans se préoccuper de la partie organique. Aussi tous les travaux publiés, même les plus récents, sur la constitution de la membrane, ne s'appliquent-ils qu'à sa structure intime et ne contiennent-ils aucune indication sur sa constitution chimique.

C'est dans une courte note de Bailey, publiée en 1851 (1), que

(1) J.-W. Bailey, *On the cell-membrane of Diatomeous Skells. Miscellanous notices* (The american Journal of Science and Arts. Second series, vol. XI, 1851, p. 350).

l'on trouve la premiére mention d'une membrane organique dans les valves siliceuses des Diatomées.

« Si l'acide fluorhydrique est appliqué sur les Diatomées récentes, la silice est bientôt dissoute, laissant une membrane cellulaire interne conservant la forme générale des valves... »

L'auteur ajoute que l'isolement de la membrane ne réussit pas bien quand les Diatomées ont subi l'action de l'acide nitrique avant celle de l'acide fluorhydrique.

L'acide azotique est en effet toujours employé pour laver les Diatomées avant de les soumettre à la calcination.

En 1862, Lüders (1) donne quelques détails complémentaires sur la constitution de la membrane des Diatomées, en citant l'observation de Bailey.

« A l'utricule primordiale (nous dirions maintenant : membrane protoplasmique) fait suite une mince membrane cellulaire dont le développement peut être facilement suivi pendant la division cellulaire et la formation des cellules sporangiales... »

« Par l'emploi de divers réactifs... notamment par l'acide sulfurique étendu... chez *Achnanthes longipes*, la valve siliceuse se sépare facilement, comme chez d'autres espèces, de la membrane, de sorte que les deux parties séparées restent l'une contre l'autre. »

« Smith (2) rapporte le même fait pour le *Stauroneis pulchella*. Par l'acide fluorhydrique la valve siliceuse se laisse facilement dissoudre de sorte que la membrane demeure seule. « La membrane cellulaire ne s'épaissit jamais, elle est aussi mince dans la paroi des cellules vieilles que dans celle des cellules sporangiales sur laquelle commence d'abord la formation du revêtement siliceux.

« Celui-ci, qui constitue la partie la plus externe des valves des Diatomées, naît par l'excrétion de la silice qui se dépose sur la partie externe de la membrane. Cette excrétion paraît durer pendant toute la vie de la cellule... »

(1) *Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen*, par Jos. E. Lüders (Bot. Zeit., 1862, T. XX, p. 41, Tafel II).

(2) Smith, *A. Synopsis of British Diatomacee*, vol. I, p. 19.

Ainsi, pour Lüders comme pour Bailey, la partie organique de la membrane est interne, mince et ne s'épaissit pas, la plus grande partie des valves est constituée par un dépôt de silice, produit de sécrétion.

La nature de la membrane organique n'a même pas été envisagée.

Weiss (1), le premier, donne des indications sur cette nature. Il n'admet pas que la silice soit déposée dans les valves à la surface d'une membrane organique; la substance minérale et la substance organique sont si intimement mélangées, nous dirions maintenant combinées, que la silice masque, par sa présence, les réactions de la membrane.

Aussi pour rendre visibles les réactions de la substance organique, a-t-il cherché a la séparer de la substance minérale par l'emploi de l'acide fluorhydrique ou de la solution de potasse (2). Après ce traitement, Weiss a constaté que les membranes manifestent « *im ganz augenscheinlicher Weise* », la réaction de la cellulose; toutefois l'auteur ajoute que l'obtention de cette réaction est très délicate et exige beaucoup de soin. Il ne précise d'ailleurs pas les conditions nécessaires pour la réaliser à coup sûr, même sur les grandes formes des Diatomées marines qui sont d'après lui les objets les plus favorables (*Melosira Fragilaria*, etc.) pour cette observation. La conclusion est très nette :

« Ich glaube demnach den Zellstoff — die cellulose — als Grundlage des Diatomeenkörpers nachgewiesen zu haben. »

Weiss complète ses indications en insistant sur l'inégale répartition de la silice dans la membrane, non seulement chez des individus différents, mais encore chez un seul et même individu.

L'autorité qu'on aurait pu accorder à ces observations est singulièrement affaiblie par la conception de l'auteur ; il se

(1) A. Weiss, *Zum Baue und der Natur der Diatomaceen* (Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaft zu Wien, 1871, T. LXIII, p. 83-118, Taf. I und II).

(2) « Ich suchte desshalb, um die Reactionen deutlicher zu machen, die äusserste Lagen dadurch zu lockern, das ich dürch Fleissaure oder Kalilauge den Grössten Theil der Kieselsaure entfernte. »

refuse à voir dans chaque Diatomée un organisme unicellulaire, il décrit celle-ci comme un agrégat de cellules et figure dans ses planches le tissu cellulaire des *Ithsmia Pleurosigma*, etc. !

Les observations de Weiss n'ont pas été confirmées par ses successeurs. E. Pfitzer (1) écrit en 1882 « que la partie fondamentale de la membrane, comme chez toutes les membranes cellulaires, est une substance organique ; ainsi on peut enlever la silice par l'acide fluorhydrique et isoler la partie fondamentale de la membrane sous l'aspect d'une membrane mince et flexible.

« Cette dernière constitue une modification de la cellulose qui, sous l'influence de l'iode après l'action de l'acide sulfurique, des solutions alcalines ou de l'acide nitrique et du chlorate de potassium, devient brun jaune mais *jamais* bleue ».

Pfitzer n'a pas réussi à vérifier les données de Weiss sur la nature cellulosique de la membrane.

L'idée de considérer la partie organique de la membrane comme de la cellulose, bien qu'elle n'en possède pas les réactions colorantes, tient à ce fait qu'à l'époque où Pfitzer écrivait (1882) on ne connaissait pas d'autre substance que la cellulose dans la partie fondamentale de la membrane.

L'impossibilité de colorer la substance fondamentale de la membrane des Diatomées n'a suscité depuis 1882 aucune recherche nouvelle et les auteurs, assez nombreux, qui ont étudié la formation du mucilage que produisent ces plantes n'ont pas songé que sa formation pouvait être dépendante de la partie organique de la membrane, comme cela a lieu pour les Phanérogames et, parmi les Thallophytes, chez un grand nombre d'Algues. D'ailleurs certains auteurs paraissent peu au courant des faits maintenant classiques qui ont modifié la conception primitive de la constitution de la membrane. Ainsi Schütt, dans ses longues dissertations sur le protoplasme extracellulaire, discute la nature des filaments qui réunissent les

(1) E. Pfitzer, *Bau der Bacillariaceen*, p. 410, in Schenk. Handbuch der Botanik, 1882, Breslau.

(2) Schütt, *Centrifugales Dickenwachsthum der Membran und extramembranöses Plasma* (Jahrb. f. Wissensch. Bot., T. XXXIII, p. 650, 1899).

Diatomées en colonies et particulièrement ceux du *Cyclotella socialis*.

« Résumerai-je, écrit-il, les résultats de ces réactions, j'arrive à cette conclusion que les filaments ne se composent ni de plasma, ni de cellulose pure, ni de la substance silicifiée de la membrane des Diatomées, mais qu'ils peuvent être formés d'une modification de la cellulose qui n'est pas colorée en bleu par l'iode. Pareille modification de la cellulose se trouve chez les Thallophytes, dans la membrane des champignons et des Diatomées. » M. Schütt paraît ignorer que les substances fondamentales de la membrane sont variées et qu'un certain nombre d'entre elles possèdent des réactions microchimiques suffisamment précises.

Nous trouvons enfin dans l'ouvrage original et remarquablement exposé de M. Oltmanns l'expression des idées qui sont généralement admises sur la structure de la membrane chez les Diatomées (1).

« La membrane des Diatomées présente une substance fondamentale organique qui, d'après quelques auteurs, donne la réaction de la cellulose, d'après d'autres non, mais qui se tient sans aucun doute voisine de la cellulose.

« Cette substance est imprégnée d'une combinaison du silicium, qui est le plus souvent très abondante mais peut cependant, chez beaucoup de Diatomées du plancton, diminuer considérablement.

« Par la calcination, par l'emploi des acides concentrés et des oxydants (chlorate de potassium et acide azotique), par la putréfaction, on peut débarrasser la silice des autres parties de la cellule et, inversement, on peut enlever la silice par l'acide fluorhydrique et isoler la substance organique. Théoriquement dans les deux cas, la structure de la membrane est visible parce que, comme il a été dit, les deux composantes de la membrane se pénètrent. Dans la pratique toutefois, cette structure n'est pas nette dans la préparation à l'acide fluorhydrique à cause de la mollesse de la masse semblable à la cellulose ; tandis

(1) Oltmanns, *Morphologie und Biologie der Algen*. Iéna, 1904, Bd I, p. 102.

que tous les dessins apparaissent avec une grande netteté dans les squelettes siliceux isolés... »

M. O. Heinzerling (1) se borne à reproduire les idées exprimées par Pfister.

Recherches originales. — On voit par ces extraits, auxquels je borne ce court aperçu historique, que si l'idée primitive d'une membrane organique mince, recouverte d'un enduit siliceux formé par excrétion, a été, avec raison, abandonnée pour une conception plus exacte dans laquelle la membrane organique est intimement mélangée à la silice, la vraie nature de cette membrane est encore inconnue.

J'ai été amené à reprendre cette question dans une série d'études sur le plancton. La faible silicification des valves chez les Diatomées pélagiques rend ces espèces si fragiles qu'on ne peut les étudier par les procédés employés par les diatomistes sans les briser; j'ai donc cherché à colorer la partie organique des valves et je ne pouvais obtenir de résultats satisfaisants qu'en déterminant la vraie nature de cette membrane organique.

Parmi les substances fondamentales de la membrane : trois groupes seulement, comme je l'ai établi depuis longtemps, sont faciles à déceler au milieu des tissus par des réactions microchimiques très nettes : 1° *le groupe des celluloses ;* 2° *le groupe des composés pectiques ;* 3° *le groupe des calloses.*

En soumettant les Diatomées, aussi bien celles du plancton que les Diatomées de fond, à l'action des divers réactifs de la membrane, il est aisé de constater que la membrane des Diatomées ne manifeste ni les réactions de la cellulose, ni celles de la callose.

En ce qui concerne la cellulose, A. Weiss aurait obtenu la réaction bleue de l'iode employé en mélange avec l'acide sulfurique, mais de son aveu même, la réaction est très délicate et on doit y apporter beaucoup d'attention ; mais il s'est gardé

(1) O. Heinzerling, *Der Bau der Diatomeenzelle*, etc., Heft 68, p. 28 (Bibliotheca botanica, Stuttgart, 1908).

d'indiquer les précautions à prendre pour obtenir toujours et à coup sûr la coloration caractéristique.

Aussi ceux qui ont voulu reproduire ses résultats, Pfitzer entre autres, l'ont-ils fait sans succès. Le réactif employé par A. Weiss, l'acide sulfurique iodé, est en effet d'un emploi très incertain et ses résultats sont toujours aléatoires. J'ai fait connaître une série de réactifs beaucoup plus précis et, parmi eux, j'emploie toujours de préférence l'*acide iodhydrique iodé fumant*, car c'est le seul qui donne des résultats certains, et j'ai examiné non seulement les Diatomées pélagiques, mais aussi les Diatomées de fond appartenant aux genres les plus différents : *Navicula*, *Pleurosigma*, *Surirella*, *Licmophora*, *Amphora*, *Synedra*, etc. Dans tous les cas la membrane des Diatomées ne *m'a jamais fourni de coloration.*

Après l'action de l'acide iodhydrique iodé les préparations ont été additionnées de chloral glycériné qui est très réfringent. Dans ces conditions, les Diatomées ne laissent apparaître aucune trace de la membrane, qui demeure complètement incolore et se confond avec le milieu ; si ces Diatomées ne renfermaient un contenu coloré en jaune, elles seraient complètement indistinctes dans la préparation et l'on pourrait croire qu'elles sont absentes.

Je suis donc fondé à déclarer que la cellulose manque dans la membrane des Diatomées ; c'est une exception parmi les algues, où jusqu'ici j'ai toujours observé la présence de cette substance, le plus souvent associée aux composés pectiques (Desmidiées, Conjuguées, Chlorophycées, Phéophycées, etc.) rarement seule comme je l'ai montré pour les Péridiniens.

En ce qui concerne la callose, définie comme on le sait, soit directement, soit après l'action des oxydants seuls ou suivie de l'action de la potasse caustique, par ses affinités spéciales pour les bleus de triphénylméthane trisulfonés (Bleus cotons, Bleus papier, Bleus solubles) ou par les colorants azoïques (Congo, Benzoazurine, Benzopurpurine, etc.). La membrane des Diatomées est complètement inerte vis-à-vis de ces réactifs ; il n'est donc pas possible d'y déceler la callose pas plus que la cellulose.

Parmi les substances fondamentales de la membrane, dont les réactions colorantes sont bien définies, il ne nous reste

plus à examiner que les composés pectiques dont j'ai montré depuis longtemps l'importance dans tous les tissus de végétaux.

Ainsi que je l'ai établi, ces composés fixent les colorants basiques en milieu *neutre* : le bleu de méthylène, la safranine, le rouge neutre (Cassella), le bleu de naphtylène, etc.

Parmi ces colorants le rouge de ruthénium a une puissance d'élection toute spéciale, et l'hématoxyline alunée vieille rend également de grands services.

Or si l'on emploie ces réactifs avec des Diatomes fraîches ou conservées dans l'alcool, on n'obtient aucune coloration ou seulement une faible élection de la matière colorante et l'on serait tenté de conclure, d'après ces essais souvent négatifs, à l'absence des composés pectiques dans la membrane des Diatomées.

Mais on sait que la substance fondamentale des membranes est souvent masquée dans ses réactions par les substances accessoires avec lesquelles elle est combinée. C'est ce qui arrive, on le sait depuis longtemps et M. Czapeck l'a établi avec netteté (1), pour la cellulose et les composés pectiques des membranes lignifiées dont les réactions sont masquées par la combinaison de ces substances avec l'hadromal ; dès que cette combinaison est détruite, les réactifs de la cellulose et des composés pectiques donnent des résultats positifs.

J'ai pensé que chez les Diatomées, la silice qui donne aux valves leur rigidité, n'existe pas à l'état de simple imprégnation, mais qu'elle constitue une combinaison très intime avec la partie organique de la membrane ; elle forme peut-être un éther? Quoi qu'il en soit de la nature de cette combinaison, je me suis proposé de la détruire, soit par l'action de la potasse caustique seule, soit par l'action combinée des oxydants et de la potasse. A cet effet, j'ai fait macérer des dépôts riches en Diatomées d'abord dans une solution d'acide chlorhydrique étendue de son volume d'eau et additionnée de chlorate de potassium ; après vingt-quatre heures d'action, le dépôt a été lavé par centrifugation, puis traité par l'alcool absolu et par la potasse alcoolique en solution sirupeuse. Après la macé-

(1) Fr. Czapek, *Ueber die sogenannten Ligninreaction der Holzer*. Hoppe Seyler (Zeitschrift für Physiologische Chemie, 1899, T. XXVII, p. 141).

ration dans la potasse, le dépôt a été lavé à l'alcool ordinaire, à l'alcool absolu, puis additionné d'une solution d'acide borique à 3 p. 100. Le dépôt blanc obtenu, constitué par les carapaces des Diatomées dépourvues de toute substance plasmique, se colore admirablement par le rouge de ruthénium et d'une manière très intense. Les moindres détails de structure des valves, stries, perles, etc., apparaissent alors si nettement qu'il n'est pas nécessaire de rechercher des médiums très réfringents ou d'employer des grossissements exagérés pour les apercevoir ; ces grossissements considérables ne sont nécessaires que pour résoudre les stries très fines de certaines espèces du genre *Pleurosigma*. Mais dans ce cas même, la coloration est si puissante qu'il ne peut exister aucune incertitude sur la structure délicate des frustules.

Ainsi se trouve démontrée l'existence des composés pectiques dans la membrane des valves chez les Diatomées.

Si l'on pouvait conserver quelques doutes à ce sujet, il suffirait de constater que dans une solution de potasse caustique à 5 p. 100, une courte ébullition suffit non seulement pour dissoudre la partie organique de la membrane, mais aussi, chez les espèces faiblement silicifiées, pour dissoudre la totalité et faire disparaître le dépôt qu'on avait isolé.

Je puis donc conclure de ces observations que *chez les Diatomées, la partie organique de la membrane est constituée par des composés pectiques à l'exclusion de la cellulose et de la callose.*

Cette constitution particulière de la membrane distingue les Diatomées de toutes les autres plantes car, à ma connaissance, il n'existe pas d'autre exemple de membrane constituée par les composés pectiques seuls.

Relations entre la partie organique et la partie minérale de la membrane. — Comme nous l'avons vu dans le court historique rappelé au début de ce travail, la conception d'une membrane organique indépendante de revêtements silicaux a été rapidement abandonnée. Weiss a été le premier, malgré l'incertitude de ses observations, à affirmer que la partie organique était intimement unie à la silice, mais l'impossibilité de colorer la

membrane organique ne permettait pas de préciser davantage les rapports des constituants des valves des Diatomées. Cette difficulté n'existe plus et il est facile de montrer que les moindres ornements de la membrane renferment à la fois la silice et les composés pectiques.

Je prendrai comme exemple le *Bidulphia mobiliensis*, très fréquent comme espèce néritique dans le plancton recueilli à peu de distance des côtes. On sait que les valves présentent une structure purement réticulée, due à l'existence de stries, les unes orientées parallèlement à l'axe pervalvaire, les deux autres obliques par rapport à cet axe. Ce système de stries s'observe avec netteté sur les préparations lavées à l'acide nitrique et calcinées.

Si on traite les *Bidulphia* par les oxydants (chlorate de potassium et acide chlorhydrique ; eau de brome, hypochlorite de potassium, etc.), puis par la potasse et qu'après neutralisation en solution alcoolique on colore par le rouge de ruthénium, on obtient des valves plus ou moins plissées, qui sont devenues molles par suite de la disparition d'une partie de la silice dissoute par la potasse. Or le système des stries apparaît avec une grande netteté même avec des grossissements plus faibles que ceux exigés par l'examen des carapaces calcinées (1).

Dans certaines préparations où l'action des réactifs a été plus prolongée, ou bien sur des exemplaires plus délicats, on voit que l'un, ou même deux des systèmes de fibres ont été partiellement enlevés, et il n'en reste plus qu'un représenté par les fins filaments parallèles à l'axe, souvent légèrement ondulés parce que la membrane qui persiste est d'une grande délicatesse.

On aperçoit alors un grand nombre de trous, d'abord très petits et correspondant aux mailles du réseau de fibres, puis peu à peu confluents et formant des fentes parallèles au système de fibres le plus résistant qui est ordinairement orienté perpendiculairement aux valves, c'est-à-dire suivant l'axe pervalvaire. Ce système de fibres représente-t-il toute la paroi des

(1) Il arrive parfois que les épines ou certaines parties des valves ne se colorent pas, cela tient à l'abondance et à l'épaisseur de la silice dans ces régions, qui sont incomplètement dissociées.

valves comme le démontre l'examen du squelette siliceux ? Il n'en est rien, on peut observer que la trame fibrillaire est fixée par une membrane continue extrêmement mince ne présentant dans toute l'étendue des valves *aucune solution de continuité*. Il n'existe donc aucun pore sur les valves de *Bidulphia mobiliensis*. J'ai bien observé des perforations plus ou moins régulières, mais seulement, comme il a été dit plus haut, quand l'action des réactifs a été prolongée et a provoqué un commencement de dissolution de la membrane continue et des systèmes de fibres qui forment la trame seule visible sur le squelette siliceux.

La membrane organique est-elle entièrement imprégnée de silice ? L'expérience suivante nous permettra de répondre. Si l'on fait bouillir dans une solution de potasse caustique à 4 p. 100 les sédiments riches en Diatomées, on dissout les composés pectiques libres, mais la partie des valves combinée à la silice résiste plus longtemps ; on constate alors que les valves ne se colorent plus par l'hématoxyline parce que ce qui reste de la membrane organique étant combiné à la silice n'a pas d'élection colorante marquée. Pour obtenir de nouveau une coloration suffisante, il faut traiter les Diatomées par les oxydants, et, après l'action de la potasse alcoolique, les valves se colorent très nettement en donnant alors les mêmes images que le squelette siliceux.

D'autre part, quand l'hématoxyline est fixée sur les Diatomées fraîches, la coloration des valves est uniforme et les détails de structure qui chez le *Bidulphia* consistent dans une trame fibrillaire à mailles très fines, n'apparaissent pas ; il semble donc qu'une partie de la substance organique n'est pas silicifiée et cette partie est intercalée entre les fibrilles et les recouvre d'une épaisseur plus ou moins grande.

Il y aurait donc lieu de distinguer dans la membrane, deux parties qui se pénètrent plus ou moins : un squelette siliceux nettement combiné avec la substance pectosique de la membrane et constituant tous les ornements que révèlent l'examen microscopique des valves calcinées ; puis une matière pectosique libre qui tout en pénétrant le squelette siliceux forme à la surface des valves une membrane externe pectosique.

L'existence de cette membrane externe pectosique non silicifiée paraît être le cas le plus ordinaire. L'observation suivante le démontre, lorsque l'on colore les Diatomées de fond après l'action successive de l'acide chlorhydrique et du chlorate de potassium, puis de la potasse caustique, la membrane anhiste se détache souvent du réseau sous-jacent demeuré rigide par la présence de la silice et il se forme ainsi des ampoules plus ou moins développées sur les bords ou sur les faces des valves. Ces ampoules sont tout à fait semblables à celles qui se produisent sur les coupes transversales des feuilles ou des jeunes rameaux traitées par l'eau de Javel ; la cuticule se décolle partiellement de la membrane épidermique sous-jacente et forme de nombreuses ampoules.

En résumé, les valves des Diatomées sont constituées par une substance organique identique aux composés pectiques et combinée plus ou moins étroitement à la silice ; le squelette siliceux ainsi formé est imprégné et revêtu d'une membrane anhiste externe qui masque souvent, au moins dans le plancton, les ornements caractéristiques et qui est rapidement dissoute par les réactifs.

Cette structure explique bien des anomalies observées notamment chez les Diatomées du plancton.

Chez un grand nombre d'espèces à valves cylindriques comme *Bacteriastrum*, *Leptocylindrus*, *Chætoceros*, etc., on n'a pas signalé jusqu'à présent les anneaux intercalaires nombreux ou les écailles losangiques, si faciles à mettre en évidence chez les *Rhizosolenia* : cela tient à la faible silicification d'une part et d'autre part à l'épaisseur de la membrane anhiste ; or ces anneaux intercalaires existent partout, comme je le montrerai plus loin.

D'autre part, chez les Diatomées à valves cylindriques, la silicification est très faible ou nulle au niveau de séparation des écailles ou des anneaux, ainsi chez divers *Rhizosolenia*, notamment chez *Rh. Shrubsolei* (*R. imbricata*) après le traitement par les oxydants et la potasse caustique, les valves devenues très délicates se brisent ou se déchirent, mais les déchirures ont presque toujours lieu suivant la ligne de moindre résistance, c'est-à-dire le long des lignes de séparation des

anneaux ou des écailles. Parfois même la membrane se déroule comme si la paroi cylindrique était formée d'un ruban enroulé en hélice.

Conséquences de la structure de la membrane. — La constitution de la membrane telle qu'elle vient d'être décrite explique tout naturellement la formation de la gelée qui entoure chaque individu ou qui se localise en des points plus ou moins étendus de la surface.

Les composés pectiques sont en effet caractérisés, comme on le sait, par la facilité avec laquelle ils se transforment en mucilage ; puisque les valves sont revêtues d'une membrane externe le plus souvent dépourvue de silice, il n'est pas difficile d'admettre que la partie externe de cette membrane est susceptible d'absorber l'eau et de se gonfler en donnant naissance à un mucilage plus ou moins épais. Quand ce mucilage se liquéfie autour de chaque individu, ceux-ci demeurent isolés, mais on peut toujours le mettre en évidence en examinant les Diatomées dans une solution neutre très colorée, comme l'ont observé depuis longtemps Pfitzer, Lauterborn, etc.

Cette gelée peut être assez abondante pour réunir plusieurs individus en colonie cylindrique comme certains *Chætoceros*, sphérique comme chez le *Chætoceros sociale*, mais le plus souvent cette gelée devient très diffluente et communique à l'eau de mer une viscosité particulière. C'est grâce à cette viscosité que les filets employés pour la pêche du plancton se colmatent avec rapidité dans les régions très riches en Diatomées.

Quand on traite les récoltes par l'alcool, cette gelée se précipite et elle englobe toutes les particules organiques renfermées dans l'eau de mer ; à certains moments, elle est si abondante, qu'elle peut faire croire à un abondant dépôt de plancton, mais, lorsque l'on recueille le dépôt et qu'on le lave à l'eau, ce dépôt se réduit en mucilage entièrement dépourvu d'organismes. J'ai reçu d'Arcachon, un échantillon de plancton dont la totalité était formée par du mucilage coagulé.

II

CROISSANCE DE LA MEMBRANE

La structure que nous avons établie, nous amène à discuter la question de la croissance de la membrane, singulièrement compliquée depuis quelques années par l'hypothèse de Schütt (1), sur la croissance extérieure provoquée par le protoplasme extra-membraneux.

Sans reprendre ici les discussions sur la croissance qui n'ont guère plus qu'un intérêt historique, on admet aujourd'hui que la membrane, essentiellement inerte, est sous la dépendance du protoplasme qui peut, à chaque instant, modifier sa structure physique ou sa constitution chimique. Les termes de croissance par opposition, croissance par intussusception n'expriment plus aujourd'hui, d'une manière précise, le mode complexe de la croissance.

Pour prendre un exemple, considérons une cellule du parenchyme d'une phanérogame qui a cessé de se cloisonner et qui évolue vers la forme adulte qu'elle devra désormais conserver ; le protoplasme épaissit peu à peu cette membrane et cet épaississement peut se faire en direction centripète, mais même dans ce cas où la croissance par apposition est très nette, le protoplasme modifie sans cesse la constitution de la membrane dans toute son épaisseur. Je n'en citerai pour preuve que la répartition inégale de la cellulose et des composés pectiques dans les membranes des tissus mous, ainsi que l'apparition des méats intercellulaires et la formation, sur la paroi externe de ces méats, de dépôts figurés de forme variée : boutons, crêtes, bâtonnets dont j'ai depuis longtemps signalé l'existence (2).

Il est vrai qu'on a cherché à expliquer ces formations extracellulaires par l'existence de protoplasme dans les méats intercellulaires. Mais Kny (3) a reconnu récemment « que la

(1) Schütt, *Centrifugales Dickenwachsthum der Membran und extramembranöses Plasma* (Jahrb. f. Wissenschaft., Bot., Bd XXXIII, 1899.

(2) L. Mangin, *Recherches anatomiques sur la distribution des composés pectiques chez les végétaux* (Journal de Botanique, 1892-1893).

(3) L. Kny, *Studien über intercellulares Protoplasma* (Berichten d. Deutsch. Bot. Gesells., T. XXII, 1904, I, p. 29 ; II, p. 347 et T. XXIII, 1905, III, p. 97.

présence de protoplasme intercellulaire est de nouveau douteuse », et par là il a démontré le peu de fondement des données sur lesquelles on s'appuyait pour admettre l'existence de la croissance centrifuge chez les phanérogames (1).

Schütt, dont les belles études sur les organismes du plancton, Péridiniens et Diatomées, font autorité dans la science, a été frappé par l'importance et la variété des ornements extérieurs de la membrane, constitués non seulement par les crêtes, tubercules ou épines déjà rencontrés dans l'épispore ou l'exine, mais par de larges expansions aliformes : *Dinophysis*, *Ornithocercus*, etc., ou par des cornes démesurément longues, *Chætoceros*, *Bacteriastrum*, *Ditylium*, etc., et il a pensé qu'un développement aussi exagéré d'ornements très éloignés de la masse protoplasmique centrale, emprisonnée dans une carapace plus ou moins rigide, ne pouvait être expliqué que par un mode particulier de croissance « *Dickenwachsthum centrifugales* » dont le prodrome nécessaire est la présence de « l'*extramembranöses Plasma* ».

Pour justifier cette hypothèse il fallait avant tout démontrer l'existence de protoplasme extramembraneux. C'est ce qu'a tenté Schütt dans une série de mémoires où les considérations théoriques masquent trop souvent l'incertitude de la démonstration expérimentale.

Bien que ce travail ne concerne que les Diatomées, il nous est impossible de ne pas discuter les questions relatives aux Péridiniens que Schütt a réunis avec les Diatomées et les Desmidiées sous le terme de Placophytes et opposé à toutes les autres plantes ou Saccophytes. Ayant à établir que, chez les Péridiniens, le protoplasme peut et doit sortir de la carapace pour édifier les ornements extérieurs dont celle-ci est couverte, la première préoccupation de Schütt est de démontrer que les nombreux pores dont cette carapace est munie, sont des trous et non de simples ponctuations fermées par une membrane très mince. L'argumentation de Schütt est au moins singulière, il se demande à quoi peuvent bien servir ces pores, s'ils sont

(1) Exception faite toutefois pour les spores, les grains de pollen, dont les ornements extérieurs peuvent être produits par le périplasme, reste du protoplasme de la cellule mère qui n'a pas été employé à la formation des cellules filles.

bouchés et il conclut qu'ils ne peuvent servir qu'aux échanges nutritifs. Mais alors, puisque leur surface représente à peine 1,3 p. 100 de la surface totale, comment pourraient-ils servir à des échanges nutritifs? Si en raison de leur faible surface ils ne peuvent servir à cet usage, ils doivent jouer un autre rôle aussi important : celui de permettre la sortie du protoplasme extramembraneux : donc ils sont perforés! (1).

Sans nous attarder plus longtemps à cette discussion, contentons-nous d'observer que Schütt ne connaît ni la grandeur des échanges nutritifs, ni la perméabilité de la carapace dans sa partie épaisse et dans sa partie mince; il n'est donc pas autorisé à nier, par une simple opération de pourcentage, le rôle des ponctuations de la carapace et à en tirer la conclusion que ce sont des trous livrant passage au protoplasme.

Je me hâte d'ajouter que Schütt a essayé de montrer directement l'existence du protoplasme extramembraneux; si les résultats qu'il publie avaient eu le degré de certitude qu'il leur attribue, il ne se serait pas égaré dans les longues digressions qui les entourent. Deux séries d'observations sont invoquées par l'auteur en faveur de sa thèse : 1° l'existence de quelques amas irréguliers et tout à fait localisés en un point de la surface de la cuirasse chez Podolampas (2); 2° des traînées de granulations très irrégulières chez des organismes vivants et observées au moyen du violet de gentiane.

Ces observations ne paraissent pas avoir de valeur démonstrative. Si le protoplasme sort en partie de la carapace pour recrépir et orner en quelque sorte celle-ci, ce ne peut pas être à l'état d'amas irréguliers ni de filaments grêles, mais à l'état de couche continue; or Schütt n'a rien démontré sur ce point. Quant aux observations faites avec le violet de gentiane, tous ceux qui ont employé cette matière colorante savent qu'elle ne possède pas, en solution aqueuse, d'élection particulière; elle se fixe sur tous les corps, même sur le verre lorsqu'il a été incomplètement lavé. D'autre part, j'ai fait remarquer plus haut (page 589) que l'eau de mer contient

(1) On pourra se convaincre, en lisant les pages 612 et suivantes, que je n'ai pas altéré l'argumentation de Schütt.

(2) *Loc. cit.*, pl. VIII, fig. 42.

toujours des substances mucilagineuses qui proviennent soit du mucus sécrété par les animaux, soit du mucilage produit par les membranes d'un certain nombre d'Algues ; ces substances mucilagineuses forment des cordons ou des masses qui se collent sur les organismes du plancton et y attachent des particules plasmiques en suspension dans l'eau. Sous l'action du violet de Gentiane, toutes ces impuretés sont colorées et ce sont elles qui représentent vraisemblablement ce que l'auteur a représenté comme des masses ou filaments protoplasmiques.

En tout cas j'ai essayé bien souvent de mettre en évidence, au moyen des procédés de fixation et de coloration les plus sensibles, le protoplasme extramembraneux, je n'ai jamais réussi à l'apercevoir chez les Péridiniens.

En ce qui concerne les Diatomées, Schütt n'est pas plus explicite ; on lit en effet dans la partie de l'ouvrage d'Engler et Prantl consacrée aux Diatomées et rédigée par lui (1) :

« D'ailleurs la membrane est distinguée par un système de lignes, de points, de cercles, de polygones. Les dessins sont engendrés par un épaississement inégal centrifuge, rarement centripète. La membrane se compose d'une très fine lamelle fondamentale sur laquelle se sont déposés vers l'extérieur des épaississements en forme de bandelettes qui, par leur arrangement, produisent les dessins. »

Quels sont les faits qui autorisent l'auteur à affirmer que la membrane se compose d'une fine lamelle fondamentale sur laquelle se sont déposées, à l'extérieur, des bandelettes. On chercherait vainement, soit dans les travaux de Schütt, soit dans les travaux contemporains, la justification de ces affirmations.

Quant à la démonstration de la présence du protoplasme extramembraneux chez les Diatomées, Schütt n'a pas été plus heureux que chez les Péridiniens. Pour affirmer l'existence de ce phénomène auquel l'auteur accorde une importance si générale, il n'a réussi à trouver qu'un seul exemple : le *Cyclotella socialis* où le protoplasme extramembraneux (2) est représenté sous l'aspect de masses plus ou moins spumeuses étalées entre

(1) Engler und Prantl, Die Bacillariaceen, 1896, p. 39-40.
(2) Schütt, Pringsh. Jahr., T. XXXIII, pl. VII, fig. 23-25.

les individus de la colonie, ces derniers étant en outre couverts de pustules irrégulières représentant les masses plasmiques excrétées par les pores et plus ou moins confluentes à la surface externe des valves.

Schütt n'a pas osé tirer de la préparation qu'il a représentée toutes les conséquences qu'elle comporte. Non seulement le protoplasme s'échapperait de chaque cellule, mais les masses protoplasmiques se fusionneraient en un symplaste englobant les divers individus, et les Diatomées nous apparaîtraient, ou tout au moins le *Cyclotella socialis*, comme un myxomycète à chromatophores! On pourrait encore considérer cette préparation comme le dessin d'une amibe ayant captivé 3 *Cyclotella!* La figure 1, où j'ai reproduit exactement le dessin de Schütt, montre que je n'exagère pas en lui donnant la signification que l'auteur n'a pas voulu formuler.

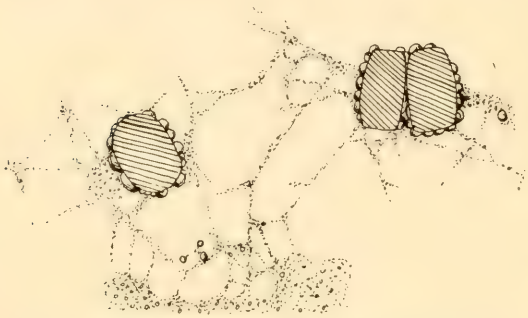


Fig. 1. — *Cyclotella socialis* avec le protoplasme extramembreux. (Reproduction de la figure de Schütt.)

Quand j'ai pris connaissance pour la première fois des hypothèses ingénieuses émises par Schütt, l'autorité de son nom, établie par des travaux de la plus grande valeur, m'avait ébranlé. Une observation faite sur du plancton recueilli aux environs de Banyuls m'a permis d'expliquer d'une façon plus simple les formations singulières figurées chez le *Cyclotella socialis*.

Le plancton de Banyuls était très riche en *Bacteriastrum delicatulum*. Les colonies de cette espèce présentaient une apparence spéciale : chaque couronne d'épines bifurquées était enveloppée d'une masse granuleuse (fig. 2) se colorant plus ou moins fortement par l'hématoxyline et constitué par une gelée hyaline emprisonnant un nombre considérable de granulations. Cette masse à bords plus ou moins nettement définis, creusée

çà et là de vacuoles, se montrait tout à fait semblable à une masse protoplasmique.

Je croyais avoir pris sur le vif un exemple du protoplasme extramembraneux et j'étais préparé à confirmer les vues

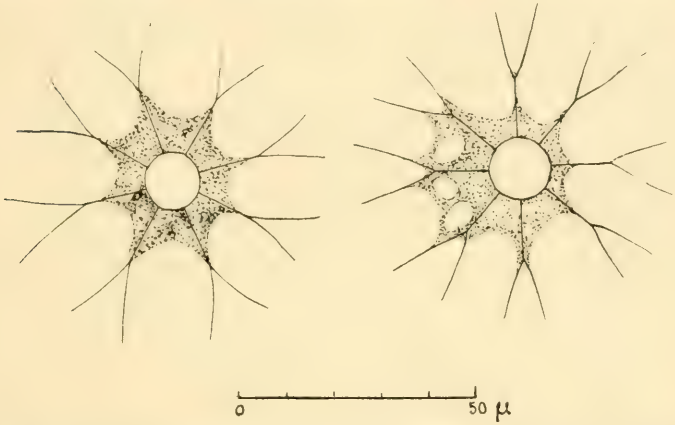


Fig. 2. — *Bacteriastrum* récolté à Banyuls (mai-juin 1906). Les cornes sont recouvertes de masses gélatineuses et plasmiques, flottant dans la mer ou excrétées par les individus et ultérieurement coagulées et colorées par l'hématoxyline.

ingénieuses de l'auteur, lorsque je me suis aperçu, par un examen plus attentif, que ce pseudo-protoplasme n'existait pas sur tous les exemplaires et représentait seulement une substance mucilagineuse englobant les particules en suspension dans l'eau. J'ai revu ces dépôts en plus ou moins grande abondance chez diverses espèces de Diatomées et j'ai même conservé une pêche planctonique d'Arcachon (Voy. p. 189) où le dépôt obtenu par précipitation sous l'influence de l'alcool, était exclusivement formé par des amas gélatineux entremêlés de granulations amorphes.

La présence constante de ces matières gélatineuses dans l'eau de la mer, leur coloration facile par le violet de gentiane auraient dû attirer l'attention de Schütt, d'autant plus que ces amas se produisent fréquemment sur les corpuscules minéraux, grains de quartz ou autres, mélangés au plancton.

Tant que Schütt n'aura pas distingué, par des réactifs appropriés, ces masses mucilagineuses de ce qu'il figure chez le *Cyclotella socialis* comme protoplasme extramembraneux, le doute sera permis et l'on ne pourra s'empêcher de penser que l'auteur

a confondu le protoplasme avec les impuretés renfermées dans l'eau de mer ou dans l'eau douce.

D'ailleurs les idées de l'auteur n'ont pas été adoptées sans protestations. Bruno Schröder (1) écrit au sujet du *Cyclotella socialis* : « ...Aussi ne puis-je accepter l'idée d'un plasma extramembraneux chez *Cyclotella socialis*, puisque la preuve de la constitution plasmatique de ces formations extracellulaires ne me paraît pas établie et que celles-ci, malgré les explications de Schütt, peuvent être aussi bien des formations mucilagineuses que des formations plasmiques. »

G. Karsten (2), dont le nom fait justement autorité dans l'étude des Diatomées du plancton, n'accepte pas non plus les idées émises par Schütt ; ses critiques portent seulement sur les Diatomées. A propos des *Cyclotella socialis*, il écrit : « En résumé, l'idée acceptée jusqu'à présent que des formations de ce genre (celles décrites par Schütt) paraissent être des formations plus ou moins gélatineuses excrétées à travers les pores, n'est en contradiction avec aucun des faits connus. L'hypothèse d'un plasma extramembraneux est en conséquence employée ici sans nécessité urgente. »

Karsten fait remarquer encore que si réellement la présence d'un plasma extramembraneux capable de former la membrane était nécessaire, son activité devrait se manifester là où les transformations de la membrane sont les plus importantes, c'est-à-dire au moment du développement des auxospores.

Schütt (3) répond, dans un nouveau mémoire, que la formation des auxospores n'est pas un bon exemple pour l'accroissement centrifugal, et il ajoute : « Erst muss eine Membran da sein, bevor ein extramembranöser Körper entstehen kann ; es ist also die Ausscheidung einer Membran geradezu die logische Voraussetzung für das auftreten von extramembranösen Plasma. »

On conviendra que voilà un protoplasme bien singulier ! Par

(1) Bruno Schröder, *Untersuchungen über Gallertbildungen des Algen* mit Tafel. VI und VII. — *Verhandlungen des Naturhistorisch medicinischen Vereins zu Heidelberg*. Nouvelle suite, t. VII, p. 139.

(2) G. Karsten, Bot. Zeit., t. LVII, p. 329, 1899.

(3) F. Schütt, *Centrifugale und simultane Membran Verdickungen* (Pringsheim Jahrb. f. Wissensch. Bot., Bd XXXV, p. 470).

la division répétée des cellules qu'il forme, il produit un certain nombre de générations protégées par des valves de plus en plus petites et, bien qu'il sorte en partie par les pores de ces valves de manière à les crépir et à les orner, il n'est pas capable d'empêcher la diminution de grandeur des valves. Cette diminution devient cependant une telle gêne pour lui qu'il est obligé de s'évader des valves les plus petites pour grandir en toute liberté et excréter à sa surface des valves plus grandes. Il y a là, dans la nécessité de la formation des auxospores, une contradiction trop flagrante avec la prétendue formation de plasma extramembraneux pour qu'elle ait échappé à un esprit aussi sagace que Schütt.

Dans le nouveau travail qu'il consacre au protoplasme extramembraneux, on pouvait espérer que l'auteur répondrait victorieusement à ses contradicteurs par la description de nouveaux exemples plus probants de l'existence de ce protoplasme ; il n'en est rien, et le *Cyclotella socialis* demeure, chez les Diatomées, l'unique observation autour de laquelle gravitent les considérations spéculatives sur les fonctions importantes de ce protoplasme. Schütt considère les preuves qu'il en a fournies comme suffisantes. Dans un très intéressant mémoire consacré à l'étude de la membrane chez les *Ornithocercus* (1), il annonce cela comme un fait acquis : « J'ai directement observé le plasma externe dans un certain nombre de cas. Pour les autres cas j'ai rendu son existence au moins vraisemblable et je conclus par pure analogie que là où, d'après les conditions précédemment exposées, l'emploi de l'hypothèse sur la croissance centrifugale paraît se présenter, le plasma externe existe réellement, par conséquent dans tous les cas où, jusqu'à présent, il n'a pu être mis en évidence. »

« Il n'y a pas lieu actuellement de se prononcer sur la question de savoir comment ce plasma exerce son activité, soit sous la forme d'un revêtement régulier, soit sous la forme de pseudopodes, soit enfin sous toute autre forme. »

Nous regrettons de ne pas partager l'idée de l'auteur sur ce dernier point, la connaissance de la forme sous laquelle le

(1) F. Schütt, *Die Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums der Membran* Bot. Zeit., Bd LVIII, 1900, II, Abth., p. 245).

plasma externe exerce son activité est la condition suffisante mais nécessaire, pour que l'hypothèse ingénieuse de la croissance centrifuge provoquée par le protoplasme externe sorte du domaine spéculatif pour entrer dans le domaine des faits.

III

MÉTHODES DE COLORATION DE LA MEMBRANE CHEZ LES DIATOMÉES

La partie organique de la membrane étant, comme je l'ai établi plus haut, constituée par des composés pectiques, les colorants basiques ont un pouvoir électif plus ou moins grand et peuvent servir pour l'étude, à la condition de les employer dans un milieu neutre ou additionné d'acide borique. D'ailleurs beaucoup d'auteurs ont employé avec succès, mais sans savoir pourquoi, la safranine, le bleu de méthylène, l'hématoxyline.

La plupart de ces colorants ont une affinité assez faible pour la membrane, de plus leur solubilité dans l'alcool ne permet pas d'obtenir des préparations durables par inclusion dans le baume.

Aussi me suis-je attaché à chercher parmi les matières colorantes, celles dont l'affinité élective est la plus forte et qui sont insolubles ou peu solubles dans l'alcool ; le rouge de ruthénium et l'hématoxyline alunée *vieille* m'ont donné jusqu'ici les meilleurs résultats (1).

Le rouge de ruthénium s'emploie en solution aqueuse et on peut le préparer instantanément.

L'hématoxyline alunée doit être préparée depuis cinq ou six mois au moins car, lorsque cette solution est fraîche, son action élective pour les composés pectiques est presque nulle. Tous les aluns ne conviennent pas également ; ceux qui m'ont fourni les meilleurs résultats sont l'alun ammoniacal et l'alun de rubidium, les aluns de potassium, de sodium et de chrome donnent des résultats moins constants. La préparation a lieu suivant la

(1) Schütt a bien employé l'hématoxyline pour colorer les Diatomées, mais il n'a pas précisé la nature des substances pour lesquelles elle a une grande affinité.

formule connue de Delafield; mais, et j'insiste surtout sur ce point, la condition de la réussite est d'employer une solution vieille.

Pour éviter une perte de temps, j'ai essayé de faire vieillir la solution par l'action de la chaleur. A la température de 100° au bain-marie, avec réfrigérant descendant, j'ai obtenu un vieillissement marqué. A une température plus élevée, à l'autoclave à 120°, le liquide est altéré et a perdu son action élective sur la membrane.

1° *Coloration des Diatomées à l'état frais.* — Si l'étude des Diatomées de fond est relativement aisée, même sur des exemplaires traités par les acides et calcinés, il n'en est pas de même pour les Diatomées du plancton, très fragiles et pourvues de cornes ou de prolongements qui se brisent ou se détachent avec la plus grande facilité.

Il est donc nécessaire de pouvoir observer ces organismes délicats sans les briser, dans le sédiment obtenu par l'alcool.

Lorsqu'on vient de procéder à une pêche planctonique et de traiter par les fixateurs, acide chromique, fixateur de Zenker, etc., la partie de la récolte destinée à faire connaître la structure interne, ce qui reste est précipité par l'alcool et, après précipitation, conservé dans l'alcool fort jusqu'au moment de l'étude ou examiné immédiatement.

Quelques gouttes du précipité, un ou deux centimètres cubes sont lavés à l'eau. Comme il est impossible de centrifuger les Diatomées du plancton, on lave le précipité sur de petits tamis de soie à bluter de la trame la plus fine, puis on délaie la boue lavée dans une solution de vanadate d'ammoniaque à 1 p. 100. Après vingt-quatre heures de séjour on lave avec grand soin à l'eau distillée pour enlever les dernières traces de vanadate d'ammoniaque et on ajoute, au dépôt lavé, l'hématoxyline alunée (à l'alun de rubidium ou à l'alun d'ammoniaque) ; on laisse en contact pendant vingt-quatre heures.

Au bout de ce temps on lave le dépôt à l'eau, puis à l'alcool et, après déshydratation, on l'additionne d'essence de girofle ou d'un autre médium. Il ne reste plus qu'à monter une partie du précipité dans le baume de Canada. Si le procédé opéra-

toire est un peu long, on est récompensé du temps perdu par la beauté des préparations où les moindres détails sont mis en relief de manière que les relations des individus d'une colonie deviennent très claires.

Toutefois, comme la trame silicifiée délicate est souvent masquée par la membrane anhiste externe, les détails de cette trame n'apparaissent pas toujours avec une grande netteté ; par contre, les moindres ornements de la surface, les filaments qui réunissent les divers individus d'une colonie ou qui rayonnent de chaque individu sont très visibles. Nous verrons plus loin des exemples de ces productions jusqu'alors insoupçonnées ou imparfaitement décrites. Comme le contenu des cellules plus ou moins conservé est toujours fortement coloré, il gène parfois l'observation de certains détails de structure.

Néanmoins ce procédé de coloration est indispensable pour faire une analyse rapide et précise du plancton.

2° *Coloration des Diatomées après destruction du contenu et dissociation de la substance organosilicique de la membrane.* — Le procédé opératoire est un peu différent suivant que l'on a affaire à des Diatomées de fond ou à des Diatomées planctoniques.

Pour les premières, le dépôt sec ou conservé dans l'alcool est traité par de l'acide chlorhydrique fumant étendu du tiers de son volume d'eau et additionné de cristaux de chlorate de potassium. Après vingt-quatre heures le dépôt est lavé par centrifugation, à l'eau d'abord, puis ensuite à l'alcool ; on le laisse alors macérer pendant vingt-quatre heures dans une solution alcoolique sirupeuse de potasse alcoolique, on lave le dépôt à l'alcool, puis à l'eau et dans une solution d'acide borique à 3 p. 100 pour faire disparaître les dernières traces d'alcali. On peut alors colorer le dépôt blanc ainsi obtenu soit à l'hématoxyline alunée comme il a été dit plus haut, soit au rouge de ruthénium Dans ce dernier cas le dépôt est additionné d'une solution aqueuse de rouge de ruthénium, agité de temps en temps pour obtenir une coloration uniforme de toute la masse ; au bout de deux ou trois heures le dépôt est lavé à l'eau, puis

à l'alcool et enfin conservé dans l'essence de girofle pour être monté au baume (1).

Lorsque l'on veut étudier la structure intime des Diatomées du plancton, la délicatesse des membranes, conséquence de leur faible silicification, ne permet pas d'employer l'acide chlorhydrique et le chlorate de potassium. Voici comment on procède : le sédiment renfermant les Diatomées du plancton est mélangé à une dissolution d'hypochlorite de potassium et séjourne dans cette dissolution (1 centimètre cube du sédiment conservé dans l'alcool pour 20 ou 30 centimètres cubes d'hypochlorite) une demi-heure environ ; on étend le mélange d'un grand volume d'eau et on laisse déposer, puis le dépôt décanté est repris par l'alcool et ramené par décantation à 1 ou 2 centimètres cubes et additionné de potasse alcoolique sirupeuse qu'on laisse agir pendant dix à douze heures. On lave à l'alcool d'abord pour enlever la plus grande quantité de potasse, puis à l'eau distillée et on neutralise par l'acide borique en solution aqueuse à 3 p. 100. Le dépôt obtenu est prêt à être coloré par l'hématoxyline ou le rouge de ruthénium. On peut monter ensuite dans la glycérine aqueuse ou dans le baume après déshydratation.

Dans les préparations obtenues ainsi, la plus grande partie de la silice a été enlevée et les membranes devenues très molles sont souvent fripées ; les cordons qui réunissent en colonies les *Thalassiosira* sont dissous et les colonies sont dissociées, ainsi d'ailleurs que les colonies de *Chætoceros* ; par suite, ces préparations ne sont jamais aussi démonstratives pour la détermination des espèces que le procédé de coloration à l'état frais, mais elles fournissent, sur la structure des valves, des détails qu'on ne saurait observer par aucune autre méthode, même par le procédé de calcination ; elles permettent ainsi de préciser et de rectifier la diagnose d'un certain nombre d'espèces, comme on le verra dans la partie qu'il me reste à traiter. Toutefois je ne dois pas cacher que le procédé opératoire est toujours délicat : si le séjour dans l'hypochlorite est trop

(1) Il ne faut jamais employer le baume dissous dans le chloroforme pour la coloration au rouge de ruthénium, parce que le baume devient acide et décolore les préparations ; c'est le baume au xylol qu'on doit préférer.

long, la presque totalité des membranes est détruite ; s'il est trop court, la coloration ne se produit pas, la dissociation de la combinaison de silice et de matière organique n'ayant pas eu lieu.

IV

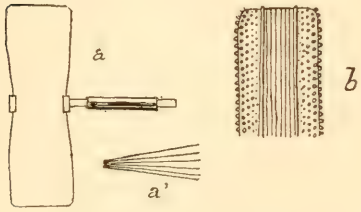
APPLICATION A L'ÉTUDE DE QUELQUES ESPÈCES PLANCTONIQUES

Thalassiosira gravida Cl.

1896. Cleve, 1897. — Gran, p. 28, t. IV, f. 57-58. — 1904. Paulsen. Plankton-investigations in the Waters round Iceland. Copenhague, 1904.

Cette espèce, créée par Cleve (1), se présente souvent en mélange avec le *Th. Nordenskiöldii*. La description de Cleve passe sous silence des détails de structure que j'ai eu l'occasion d'observer. « ... Les valves, presque plates, présentent de nombreuses épines étroites auprès de la marge... », elles sont réunies par un fil central muqueux.

Le cordon central est en réalité un faisceau de filaments muqueux extrêmement fins qui sont insérés au centre des valves : l'insertion est marquée par un groupe de ponctuations déjà figuré par Cleve. Les filaments sont enveloppés d'une gaine très fine que l'on aperçoit en traitant les colonies par l'acide iodhydrique iodé ; dans ce réactif la gaine prend une teinte faible brun violacé et donne ainsi la réaction de la cellulose. C'est le seul exemple que je connaisse chez les Diatomées.



3. — *Thalassiosira gravida* Cl. — *a*, cellule vue de profil montrant l'insertion du faisceau muqueux avec sa gaine ; *a'*, faisceau muqueux dissocié ; *b*, fragment de cellule vue de profil montrant les ornements et les mamelons qui couvrent les faces.

Quand le réactif agit pendant un certain temps, la gaine qui unit les filaments muqueux se déchire et ceux-ci s'éparpillent comme un faisceau d'aiguilles (fig. 3). D'autre part, dans l'hématoxyline vieille, le faisceau muqueux est fortement coloré en violet, sauf au niveau de l'insertion sur la face centrale

(1) Cleve P. T., *Diatoms from Baffins bay and Davis Strait collected by M. E. Nilsson and examined by Cleve*, p. 12, 1896. — *Bihang, till. K. Swenska vel. Akad. Handlingar*, T. XXII, Afd. III, n° 4.

des valves ; en ce point les valves sont toujours excavées.

L'insertion du faisceau de cordons muqueux qui réunissent les individus en chaîne est garnie d'un petit disque qui produit exactement l'impression d'un écrou maintenant une tige.

Quant aux valves, elles sont couvertes de ponctuations plus

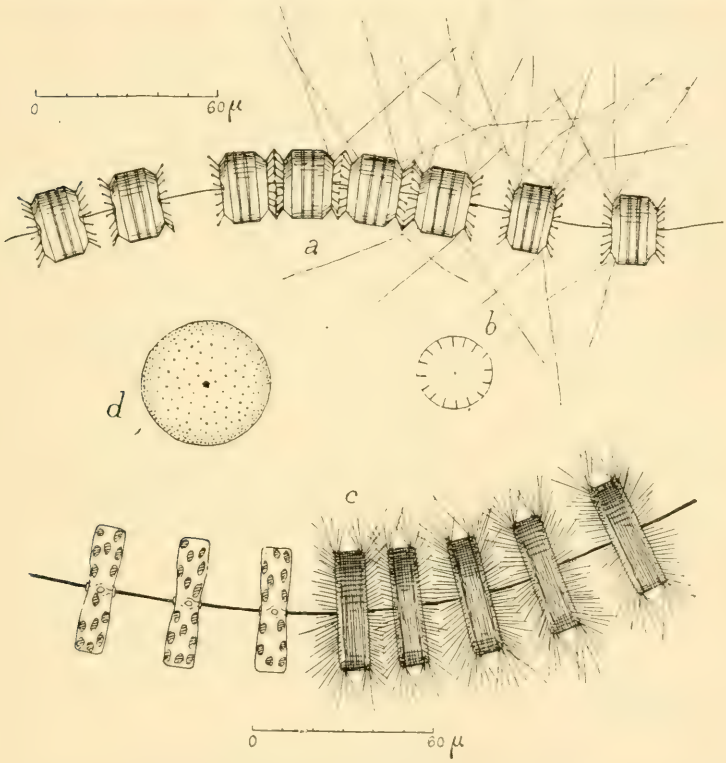


Fig. 4. — *c, d, Thalassiosira gravida* Cl. — *c*, colonie montrant dans sa partie droite des filaments muqueux qui hérissent les faces des individus ; *d*, une des valves vue de face montrant la disposition des ponctuations ; *a, b, Thalassiosira Nordenskiöldii* Cl. *a*, une colonie montrant les fins filaments qui hérissent les valves ; *b*, un individu vu de face.

ou moins saillantes, le plus souvent arrondies et jamais épineuses comme le fait croire la description de Cleve ; toutefois lorsque les filaments muqueux dont il est parlé plus bas, ont disparu, leur base persiste sous l'aspect d'un petit mamelon saillant (fig. 3 *b*). Les ponctuations, très nombreuses et serrées à la périphérie, sont de plus en plus espacées vers le centre sauf au niveau de l'insertion du connectif muqueux.

Les faces sagittales ne sont pas unies, elles présentent, un

peu en dedans des bords arrondis des valves, un cordon saillant puis une série de bandes très fines et très serrées.

Le trait le plus saillant, méconnu par Cleve et que Gran (1) a entrevu, consiste dans la présence d'un nombre considérable de filaments muqueux insérés sur les ponctuations et dont la longueur atteint et dépasse la longueur des valves (fig. 4, *c*). Sur les bords, ces filaments rectilignes sont dispersés en éventail et divergent de manière que les filaments de l'une des valves viennent croiser ceux de l'autre valve; sur les faces ces filaments sont dressés perpendiculairement aux valves et lorsque les deux individus consécutifs d'une chaîne sont trop rapprochés, les filaments se croisent.

Vues de profil les colonies de *Thalassiosira gravida* ressemblent assez à une série de brosses plates à double face qui seraient enfilées les unes à la suite des autres ; vu de face, chaque individu forme un disque entouré d'un cercle de rayons divergents.

Les filaments qui constituent ces rayons ou ces soies, quoique rectilignes, ne sont pas rigides ; quand ils disparaissent, on ne voit plus que leur base qui forme les ponctuations ou les pseudo-épines décrites par Cleve.

J'ai rencontré cette espèce en abondance dans le plancton de Saint-Vaast, mélangée au *Th. Nordenskiöldii* en 1907 et en 1908 depuis le mois d'octobre jusqu'au mois d'avril, avec un maximum en mars.

Thalassiosira Nordenskiöldii Cl.

1873. Cleve, On Diatoms from the Artic Sea. Stockolm, p. 6, t. II. — Van Heurck, Synoptis, 1883. — Gran, Protophyta. Den Norske Nordhavs Expedition 1877-1878. — Vanhöffen, Grönland Expéd. der Gesells. f. Erdkunde z. Berlin, 1897.

Cette espèce, créée par Cleve, se rencontre en abondance et souvent en mélange avec l'espèce précédente *Th. gravida* Cl., elle s'en distingue par la plus petite dimension des individus, réunis en chaîne par un filament muqueux.

Les individus de chaque colonie sont toujours trapus, circulaires vus de face et présentant, vus de côté, un contour rectangu-

(1) H.-H. Gran, *Nordisches Plankton Dritte Lieferung*, XIX, *Diatomeen*, p. 18, fig. 12.

laire flanqué de deux faces en biseau, la largeur du biseau étant le 1/5 ou le 1/4 de la largeur totale ; le contour est en somme un octogone allongé irrégulier. Sur les bords de chaque valve, au niveau de la face interne du biseau, on observe une rangée d'épines au nombre de 15 à 18, obliquement insérées et terminées par une surface irrégulière située au niveau de la surface cylindrique d'emboîtement des valves.

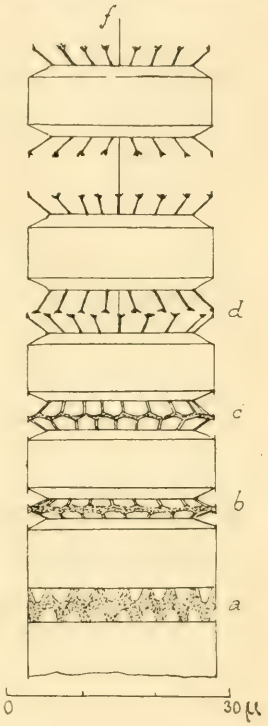


Fig. 5. — Colonie de *Thalassiosira Nordenskiöldii*. — *a*, deux individus encore réunis par les bords de la membrane de la cellule mère, déjà dissociée dans les parties claires; *b* et *c*, le reste de la membrane de la cellule mère est représenté par la bande pointillée en zig-zag adhérente aux extrémités des épines ; *d*, le résidu de la membrane de la cellule mère a été rompu en un grand nombre de petites plaques irrégulières, soudées aux extrémités des épines.

Le filament muqueux qui réunit les individus en une colonie est toujours très étroit, simple et flexible, contrairement à ce qui se passe pour le *Thalassiosira gravida*. Enfin le biseau circulaire des bords de chaque valve laisse échapper des aiguilles extrêmement fines dirigées en dehors, orientées en divers sens et dont la longueur atteint le double ou le triple du diamètre des valves (fig. 4, *a*) ; ces aiguilles délicates paraissent silicifiées et en tout cas rappellent exactement des fils de verres très minces, car dans chaque préparation on voit que quelques-unes d'entre elles sont nettement cassées et forment alors des lignes droites brisées. Cet aspect, qui démontre la rigidité de ces aiguilles, nous fait voir en même temps qu'une substance organique flexible maintient adhérents les deux segments au niveau de la cassure ; la finesse de ces aiguilles ne m'a pas permis d'en examiner la structure. D'autre part, quand on soumet les colonies de *Th. Nordenskiöldii* à l'action consécutive de l'hypochlorite de potassium et de la potasse, les individus sont dissociés par suite de la dissolution du filament mu-

queux qui les réunissait et les aiguilles délicates ont disparu.

J'ai pu suivre sur des échantillons récoltés en mars 1907 puis en mars 1908 le mode de séparation des individus.

Lorsque chacune des cellules filles s'est individualisée après la division, la membrane de la cellule mère est d'abord conservée entre deux cellules sœurs, et les épines divergentes sont déjà constituées de manière à venir souder leurs extrémités sur la face interne de la paroi de la cellule mère (fig. 5, *a*). Celle-ci ne tarde pas à se dissocier par places dans les intervalles des extrémités des épines et les bords des valves des deux cellules sœurs demeurent réunis par un ruban découpé en zig-zag ; puis la membrane des cellules mères se détache ou se résorbe et il n'en reste bientôt qu'un fragment continu sous l'aspect d'une bande plus ou moins découpée en zig-zag, qui réunit les extrémités des épines (fig. 5, *b*, *c*). Bientôt enfin, par les progrès de la croissance, cette bande se fragmente entre deux épines consécutives, ne laissant plus qu'un fragment plus ou moins régulier adhérent à l'extrémité de chaque épine. A ce moment les cellules filles sont entièrement individualisées et le cordon muqueux anhiste s'allonge peu à peu pour donner aux individus de la colonie leur écartement normal.

Le *Thalassiosira Nordenskiöldii* présente, on le voit, des différences de structure nouvelles et très nettes qui le distinguent du *Th. gravida*.

Cette espèce présente dans la rade de Saint-Vaast-la-Hougue une distribution analogue à celle du *Th. gravida*, quoique moins étendue dans le temps, avec un maximum d'extension en mars, au commencement du mois (1907-1908).

Genre **Chætoceros**.

Les espèces du genre *Chætoceros* sont décrites comme composées de deux valves formées chacune d'une valve proprement dite et d'une ceinture, les anneaux intercalaires manquent ordinairement, au moins dans les espèces du Nord.

Vu par les faces sagittales, chaque individu se compose d'une zone médiane cylindrique, de part et d'autre de laquelle sont placées les régions terminales portant les cornes ; tantôt la bande médiane est séparée des régions terminales par un léger

étranglement, tantôt cette ligne de démarcation n'est pas marquée.

L'absence d'anneaux intercalaires est considérée comme si constante pour le genre *Chætoceros*, que Schütt (1) a pu créer pour une espèce trouvée dans la mer Baltique un genre spécial, le genre *Peragallia*, caractérisé par la présence de nombreux anneaux auxiliaires dans les cellules longuement cylindriques des *P. meridiana*. Ce genre très voisin d'*Altheya* constituerait, d'après Schütt, un type de transition entre les Rhizosoléniées et les Chætocérées.

Les observations que j'ai pu faire chez un certain nombre de *Chætoceros* de la Manche et de l'Atlantique montrent que la distinction proposée par Schütt ne saurait être admise. Un certain nombre de *Chætoceros*, notamment le *Chætoceros teres*, le *Ch. Lorenzianum*, sont formés de cellules plus ou moins longuement cylindriques qui présentent des anneaux intercalaires donnant à chaque cellule une structure annelée très nette. Cette structure n'est pas visible sur les échantillons frais ou conservés dans l'alcool et colorés par l'hématoxyline ; elle n'a pas été davantage observée sur les échantillons calcinés. Elle n'est visible que sur les préparations colorées au rouge de ruthénium ou à l'hématoxyline après l'action de l'hypochlorite de potassium et de la potasse caustique en solution alcoolique.

Chez *Ch. teres* (fig. 6, *d*), les anneaux intercalaires (Zwischenbandern) sont très étroits, uniformément espacés et alternent très irrégulièrement entre eux par des lignes de suture effilées qui occupent des génératrices différentes ; chez *Ch. Lorenzianum* les anneaux intercalaires présentent les lignes de suture moins effilées rappelant exactement ce que Schütt a décrit pour le *Peragallia meridiana*, mais ces anneaux ne sont pas de largeur uniforme et ils prennent parfois l'aspect des écailles plus ou moins cylindriques des Rhizosoléniées.

La présence de ces anneaux intercalaires nous autorise-t-elle, en conservant le genre *Peragallia*, à y introduire les *Chætoceros teres*, *Lorenzianum* et un certain nombre d'autres espèces à

1) F. Schütt, *Arten von Chætoceras und Peragallia ein Beitrag zur Hochseeflora* (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellsch., Bd XIII, 1895, p. 35, Tafel IV und V).

valves longuement cylindriques? ou bien faut-il abandonner le genre *Peragallia* et faire rentrer l'espèce type sous le nom de *Chætoceros meridiana* dans le genre *Chætoceros*? Je pencherai volontiers pour cette dernière hypothèse en considérant que chez le *Chætoceros teres* par exemple, on trouve dans une même chaîne des individus longs et des individus courts ; chez ces derniers le nombre des anneaux intercalaires diminue beaucoup de sorte qu'on peut trouver dans une seule espèce des individus pourvus d'anneaux intercalaires et des individus dépourvus de ces formations.

Si ces faits sont confirmés par une étude plus complète des espèces du genre *Chætoceros* que j'ai entreprise, on devra se borner à distinguer dans le genre deux séries, celle des *Chætoceros annelés* et celle des *Chætoceros non annelés*, présentant entre elles des types de transition.

Le genre *Peragallia* devrait alors disparaître et l'espèce unique qu'il renferme serait placée dans la série des Ch. annelés sous le nom de *Ch. meridiana*, à côté de *Ch. teres*, *Ch. Lorenzianum*, etc.

Il est probable que *Ch. Weissflogii*, *Ch. Villei*, *Ch. pelagicum* rentrent dans le groupe des Ch. annelés.

En dehors de cette particularité de structure que la méthode de coloration nouvelle a permis de révéler, j'ai pu observer chez certaines espèces des détails de nature à préciser davantage la diagnose.

Chætoceros teres, Cl.

Cleve, Planktonundersökningar. Stockholm, 1896, t. XXII. — A. Treatise of the Phytoplankton of the Northern Atlantic and its Tributaries. Upsala, 1897. — Gran, Protophyta (Den Norske Nordhavs-Expedition, 1876-1878. Hefte 24.

Le *Ch. teres* trouvé en abondance dans le plancton de Saint-Vaast au mois de février et de mars, a présenté, avant de disparaître, la formation des spores durables. Ces spores durables sont décrites par tous les auteurs comme entièrement lisses et dépourvues des ornements plus ou moins fortement silicifiés que présentent celles des autres espèces. La coloration des

récoltes au moyen de l'hématoxyline alunée a permis de constater que cette description est inexacte. Toutes les spores de *Chætoceros teres* que j'ai observées présentent une couronne de filaments extrêmement fins et flexueux fixés sur la face cylindrique qui réunit les deux valves, ils paraissent sortir des ponc-

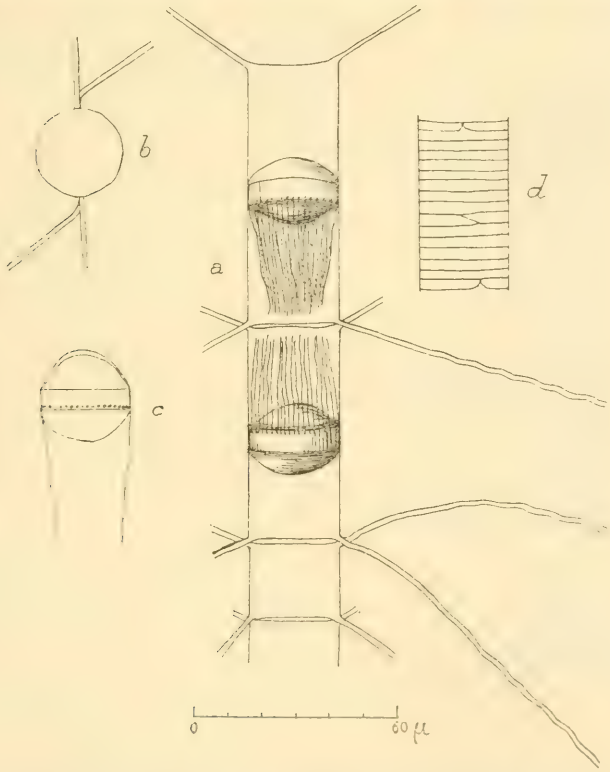


Fig. 6. — *Chætoceros teres* Cl. — *a*, fragment d'une colonie montrant les spores durables et les cornes ondulées ; *b*, section transversale d'un individu ; *c*, spore durable isolée montrant les ponctuations d'où sortent les filaments ; *d*, fragment d'individu montrant les anneaux intercalaires.

tuations très fines que présente le bord cylindrique le plus rapproché de la valve la moins épaisse (fig. 6, *a*, *b*). Ces filaments ont une longueur double du diamètre de la spore. Contrairement aux ornements déjà décrits, ces filaments ne sont pas silicifiés ou le sont très peu car ils disparaissent entièrement dans les spores mises en liberté par la dissociation des valves dans lesquelles ces spores se sont formées et après le traitement par les réactifs oxydants.

J'ajoute enfin que les cornes de cette espèce sont nettement ondulées dans leur moitié terminale.

En somme, par ses cellules garnies d'anneaux intercalaires nombreux, par ses spores durables pourvues d'une couronne de filaments flexibles, par ses cornes flexueuses, le *Ch. teres* constitue une espèce bien caractérisée.

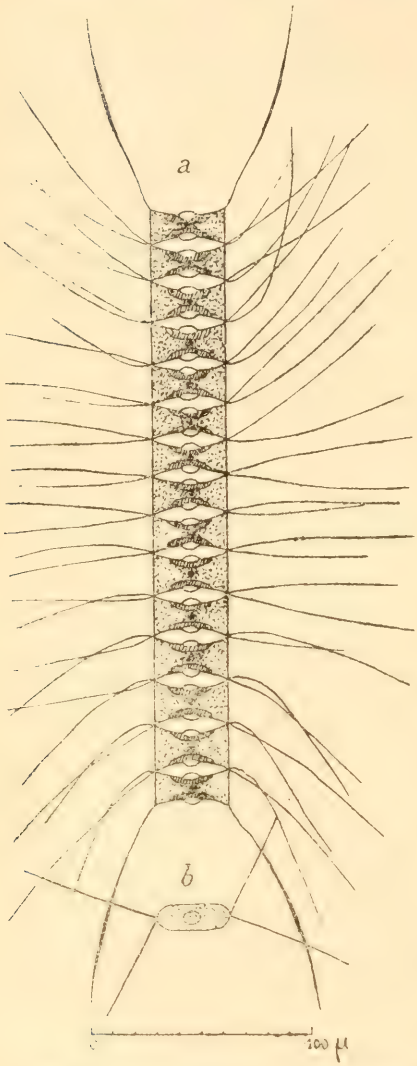


Fig. 7. — *a*, colonie de *Chætoceros didymum*; *b*, vue de travers.

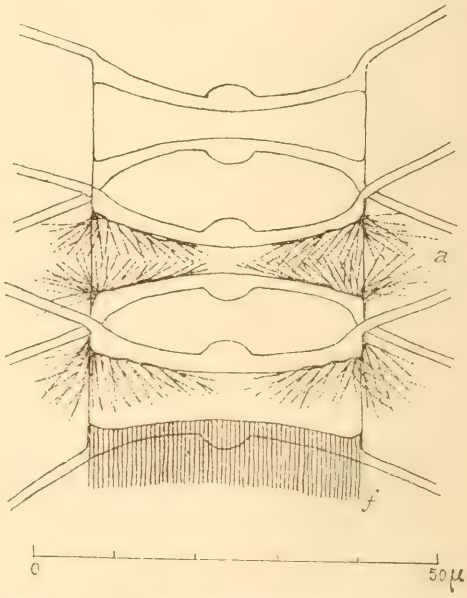


Fig. 8. — *Chætoceros didymum*. — Colonie vue parallèlement à l'axe apical montrant la frange terminale *f* et les filaments muqueux *a*.

Chætoceros Didymum.

Ehr. (*Ch. mamillarum* Cleve, p. 55, 1889 : *Ch. didymum* Cleve, Pelagiske Diatomeer fran Kattegat Planktenunder-Sökningar. Stockholm, p. 14, t. 1, fig. 3 et 4, 1894; *Ch. protuberans*, Schütt bei Apstein, 1901, p. 41, non Lauder).

Cette espèce, caractérisée par le renflement en forme de bou-

ton qui occupe les faces terminales des valves, présente des détails de structure déjà soupçonnés par Gran (1) ; « à l'insertion des soies on trouve souvent des filaments siliceux très minces disposés en éventail... ».

Ces filaments sont bien disposés en éventail comme le dit Gran, mais ils sont plus nombreux et rigides, ils sont disposés en grand nombre sur le tiers du contour extérieur de chaque valve. La plupart d'entre eux sont disposés en nombreuses ramifications sur un filament plus ou moins flexueux inséré au voisinage de l'attache des cornes et formant un cordon appliqué contre la paroi latérale des valves. Les rameaux rigides issus de ces filaments divergent ainsi vers l'extérieur aussi bien sur les faces latérales que sur la face d'où s'échappent les cornes ; très souvent ils sont bifurqués (fig. 7 et 8). Outre ces filaments, on aperçoit aussi sur les faces de la valve qui terminent une chaîne d'individus, un grand nombre de filaments parallèles entre eux et parallèles à l'axe de la chaîne, ils sont insérés le long de la ligne qui sépare la partie terminale des valves de la région médiane, leur longueur est d'environ 10 à 12 μ (fig. 7) ; ils sont semblables à la frange qui couvre les faces terminales des valves de *Bidulphia* au niveau des épines siliceuses.

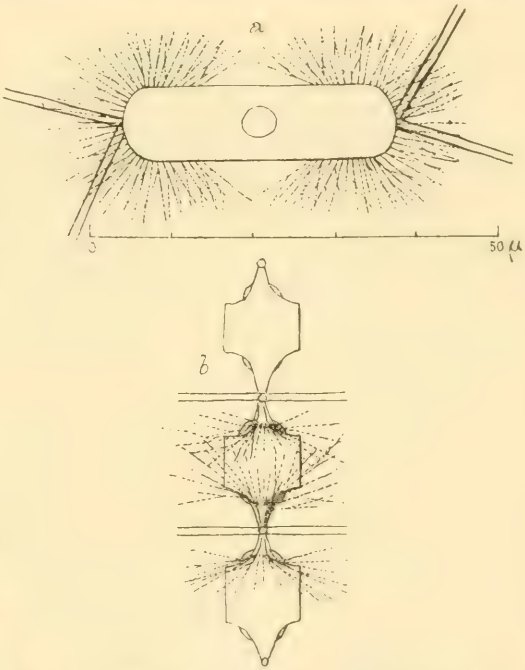


Fig. 9. — *Chætoceros didymum*. — *a*, individu vu perpendiculairement à l'axe pervalvaire ; *b*, individu vu parallèlement à l'axe transversal ; tous deux montrent la disposition des filaments muqueux

(1) H. H. Gran, *Den norske nordhavs-expedition*, t. XXIV, *Botanik*, *Protophyta : Diatomaceae*, *Silicoflagellata og Cilioflagellata*, p. 16, pl. I, fig. 8.

Il semble que ces filaments soient peu ou point silicifiés et ils disparaissent entièrement après l'action de l'hypochlorite de potassium et celle de la potasse caustique ; on ne les observe bien nettement que sur les individus fixés par la coloration due à l'hématoxyline après l'action du vanadate d'ammonium.

Chætoceros sociale.

Lauder, On new Diatoms Trans. of the microsc. Society, vol. 12, 1864, p. 77, t. VIII, fig. 1 ; 1896. Cleve, p. 9, t. II, fig. 9 ; 1897. Gran, Protophyta Den Norske Nordhavs-Expedition 1876-1877, p. 26, t. IV, f. 54.

? *Chætoceros Wighami* Cleve et Greenow, 1880. Beiträge z. Kennt. d. arktischen Diatomsen Stockholm. *Chætoceros Lorenzianum* v. ?*parvula* Gran.

Cette espèce se distingue de toutes les autres par la masse mucilagineuse plus ou moins persistante qui enveloppe toute la colonie, par le mode d'union des individus dont les chaînes le plus souvent très courtes sont réunies par l'une des cornes extrêmement mince et longue.

Les échantillons que j'ai observés dans le plancton de Saint-Vaast à partir du mois d'octobre permettent de rectifier la description et les dessins de Cleve qui manquent de précision. Dans le dessin figuré par Cleve (1) la colonie paraît être formée par la ramification plusieurs fois répétée d'un filament dont les rameaux constituent l'une des cornes des individus.

D'autre part, Gran (2) décrit les colonies de *Chætoceros sociale* à « chaînes courbées groupées en grand nombre sous l'aspect de grandes colonies sphériques mucilagineuses et réunies soit par le mucilage, soit pas de très longues cornes qui, dans la colonie, sont feutrées ».

Le dessin qui accompagne cette description manque de netteté ; il tend à montrer que les cornes les plus longues n'ont pas une direction bien déterminée.

La description de Cleve est plus précise, mais elle laisse encore indécise la manière dont les chaînes sont réunies (3). « Les chaînes sont réunies d'une remarquable manière par une

(1) Cleve, *Diatoms brom Baffinsbay and Davis strait collected by M. M. Nelsson.* (Behang Till. k. Sveerska vet. akad. Handlingar, Bd XXII, Afd. III, n° 4, fig. 9.)

(2) H. H. Gran, *Nordisches Plankton Dritte Lieferung*, t. XIX, *Diatomeen*, p. 96, fig. 123.

(3) Cleve, *loc. cit.*, p. 9.

barbe beaucoup plus longue que les autres. Les prolongements sont réunis par leurs extrémités de manière à former une masse intriquée comme un vrai mycélium. »

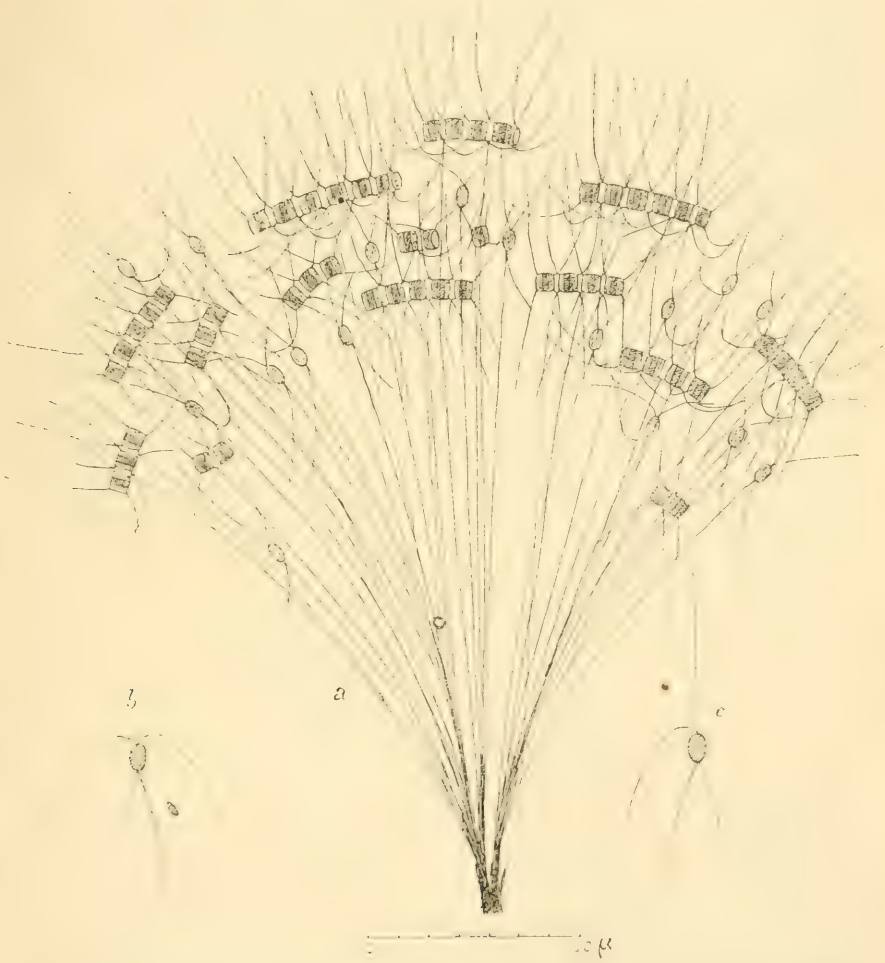


Fig. 10. — *Chætoceros sociale.* — *a*, fragment d'une colonie ; *b*, individu isolé avec ses cornes égales ; *c*, individu pourvu d'une longue corne servant à fixer la colonie au support.

Les colonies ont un aspect bien plus caractéristique que ne le font prévoir ces descriptions.

Chaque colonie présente au centre une masse irrégulière, filamenteuse ou non, fortement colorée par l'hématoxyline et par laquelle sont fixés les prolongements de chacune des

chaînes; ces prolongements ont 100 et 150 μ de longueur, il n'y en a ordinairement qu'un pour chaque chaîne, tantôt c'est l'une des cornes terminales, tantôt c'est l'une des cornes moyennes. Ces prolongements sont très serrés de manière à former par leurs extrémités soudées une masse plus ou moins longue, filamenteuse; ils divergent régulièrement sans jamais s'anastomoser entre eux, ils ne peuvent donc former une masse intriquée comme Cleve l'a prétendu. Si l'on observe parfois des filaments nitriques noyés dans la masse mucilagineuse, cela est dû à un accident de préparation (fig. 10).

En outre, les cornes courtes des individus de chaque chaîne sont très régulièrement dirigées vers l'extérieur de la colonie, les cornes externes divergeant sous un un angle aigu, les cornes internes immédiatement recourbées en dehors et très rarement transversales. Le nombre des individus de chaque chaîne dans la colonie est toujours réduit et répond à peu près aux indications données par Cleve. Le dessin de Gran représenterait plutôt une colonie dissociée, et le grand nombre des individus de chaque chaîne serait une exception.

Quand on traite le plancton qui renferme ces colonies par l'hématoxyline, le mucilage enveloppant la colonie est à peine coloré à cause de la quantité d'eau qu'il renferme; si le sédiment a été lavé à l'eau à plusieurs reprises, et décanté, le mucilage finit par disparaître mais les nombreuses petites chaînes dont se compose la colonie demeurent unies entre elles par les cornes rayonnantes, une seule ordinairement par chaîne, contrairement à ce qui résulte de la description de Gran. Pour obtenir la dissociation de la colonie et des chaînes, il faut traiter le plancton par l'hypochlorite de potassium et la potasse caustique. Cette dissociation est d'ailleurs la règle chez toutes les espèces de *Chætoceros* que j'ai examinées.

Genre **Bacteriastrum**.

Bacteriastrum varians Lauder. 1864. On new Diatoms Trans. of the microscopical Society, vol. 12, *v. borealis* Ostenf. 1901 Iattagelser over Plankton-Diatomeer Kristiania.

Bacteriastrum delicatulum Cleve. Report on the Phytoplankton collected on the expedition of H. M. S. Research 1896. Edinburgh.

Ces deux espèces que j'ai rencontrées, la première à Saint-

Vaast en hiver, la seconde à Banyuls aux mois de mai et juin, présentent, comme on le sait, non plus deux cornes comme les *Chæteceros*, mais une série de cornes rayonnantes dont le nombre varie de 8 à 20.

Les individus jeunes chez lesquels la division n'a pas encore

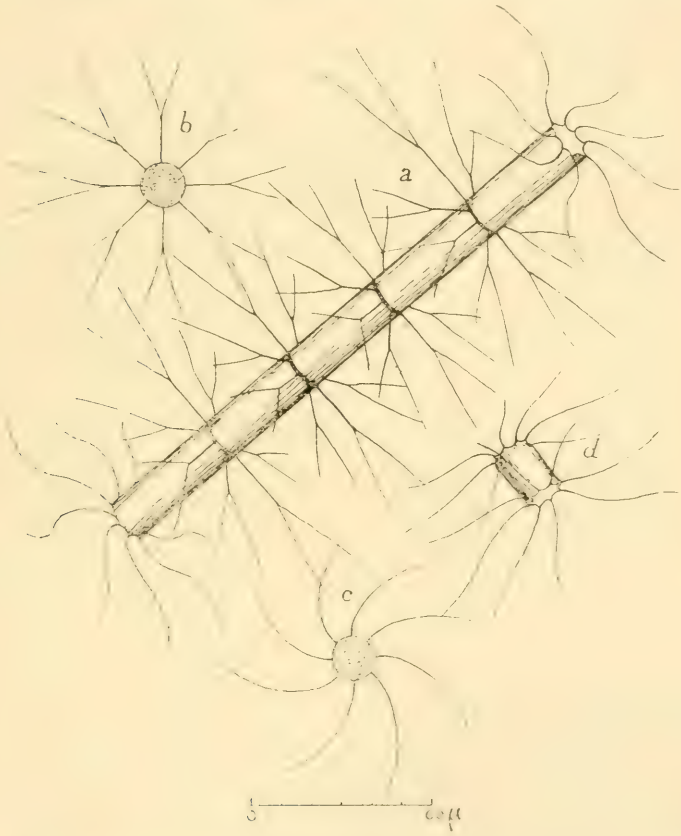


Fig. 11. — *Bacteriastrum varians*. — *a*, colonie vue de profil ; *b*, vue de la région de séparation de 2 individus ; *c*, vue de la partie terminale de chaque colonie ; *d*, individu isolé.

eu lieu se présentent sous l'aspect d'un cylindre à peine plus long que large et présentant les cornes divergentes simples, le plus souvent enroulées en spirale (fig. 11, *d*).

Lorque la division a eu lieu, les chaînes sont constituées par des individus plus ou moins nombreux dont les cornes rayonnantes intercalaires sont accolées deux à deux par la moitié de

leur longueur, puis se séparent en divergeant de manière à former une branche dichotomisée.

Tous ces individus présentent la particularité non signalée encore jusqu'ici, de se rompre suivant une ligne sinueuse, de sorte que les extrémités rompues sont terminées par une série de festons dont le nombre est égal au nombre des cornes et alterne avec celle-ci. Cette rupture s'accomplit ordinairement au tiers ou au quart de la longueur de manière que les deux segments séparés soient toujours inégaux; le plus long de ces segments développe une série de cornes divergentes et contournées en spirale et devient l'individu terminal d'une chaîne. Je n'ai pas encore pu déterminer le sort du segment réduit par la rupture au quart ou au tiers de la longueur normale (fig. 12, *a*, *b*, *d*).

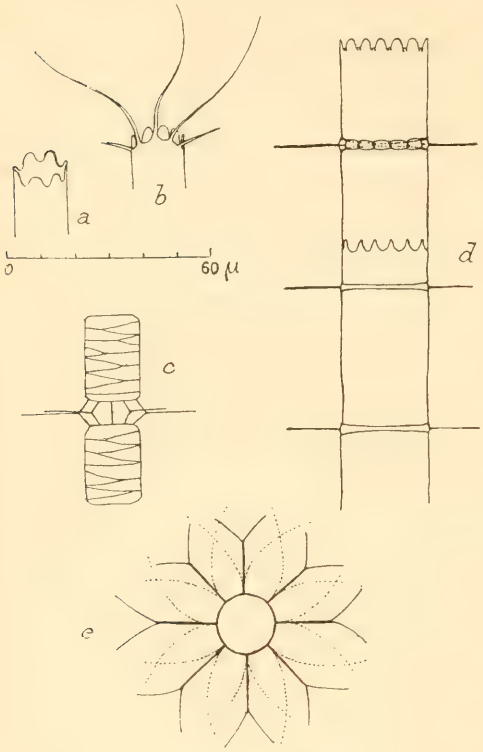


Fig. 12. — a, b, c, *Bacteriastrum delicatulum*. — *a*, individu brisé de manière à montrer le bord festonné de la ligne de rupture; *b*, individu ayant développé ses cornes terminales entre les festons; *c*, individu montrant les anneaux intercalaires. — d, *Bacteriastrum varians* avec l'indication des lignes de ruptures festonnées; *e*, surface de séparation de 2 individus. Les lignes pointillées indiquent la disposition que prendraient les cornes si elles étaient libres.

L'endroit où la rupture doit avoir lieu est toujours facile à reconnaître par la coloration toujours assez puissante de la paroi en poicent et par l'apparition des festons déterminant la ligne de rupture.

Quelle est la signification de ce phénomène de rupture dans la biologie des espèces de ce genre ? Je n'ai encore pu le savoir, à

cause de la rareté des individus dans les pêches planctoniques où je les ai observés. En tout cas c'est le seul exemple, à ma connaissance, d'une séparation des individus de la colonie, très différente du type normal succédant à la division. Je n'ai rien observé de semblable chez les *Chætoceros* qui se rapprochent à certains égards du genre *Bacteriastrum*, le *Chætoceros bacteriastroïdes*, décrit par Karsten (1), constituant une espèce de transition entre les deux genres.

Lorsqu'on examine les espèces de *Bacteriastrum* après avoir traité les récoltes par l'hypochlorite de potassium et la potasse alcoolique, on reconnaît que les cornes bifurquées des articles intermédiaires de chaque chaîne ne sont pas simples, mais doubles ; elles sont accolées sur la moitié de leur longueur et c'est par l'action prolongée des réactifs qu'on peut provoquer leur séparation ; cette constitution explique pourquoi les cornes des individus intermédiaires de la colonie sont dichotomisées. Lorsque ces cornes se détachent des deux individus qui sont accolés, chacune d'elles tend à se courber en spirale comme les cornes terminales de chaque chaîne. C'est ce qui aurait lieu si ces cornes demeuraient indépendantes, mais comme elles s'accolent l'une à l'autre, les deux courbures contraires qu'elles tendent à prendre sont neutralisées et la corne double qui résulte de leur accolement prend rigoureusement la direction radiale. C'est seulement à partir de l'endroit où le décollement de ces cornes a lieu que chacune d'elles reprend la courbure qu'elle devait prendre.

La disposition des cornes intermédiaires, dans une colonie de *Bacteriastrum*, telle que je viens de l'exposer, est en outre confirmée par la découverte des espèces du même genre décrites par Karsten (2), notamment des *B. minus*, *B. criophilum*, *B. elongatum* où les cornes développées par chacun des individus demeurent indépendantes au niveau de la limite de séparation de ces individus.

Pour compléter ces données nouvelles sur la structure des

(1) G. Karsten, *Das Indische Phytoplankton nach dem Material der Deutschen Tiefsee Expedition*, 1898-1899, p. 390, t. XLIV.

(2) G. Karsten, *Das Phytoplankton der Atlantischen Oceans nach dem Material der Deutschen Tiefsee Expedition 1898-1899 unter Band*, p. 170, pl. XXXIII (Wissensch. ergeb. d. Deutschen Tiefse Expedition auf d. dampfer Valdivia).

espèces indigènes de *Bacteriastrum*, j'ajouterai que la paroi des valves présente, comme chez les espèces du genre *Chæteceros*, des anneaux intercalaires plus ou moins nombreux, engrenant les uns avec les autres, mais les sutures d'union n'ont pas lieu sur la même génératrice.

Ditylium Brightwellii.

(Weest) Grun, *Triceratium undulatum* Brightw., 1858, Further observations on the genera *Triceratium* and *Chætoceros* Quarterly Journ. of microsc. Science London, p. 153, t. VI, fig. 1, 2, 3, 4; *T. Brightwellii* West. Remarks on some Diatomaceae. Trans. of the Microscopical Society, p. 149, t. VIII, fig. 1, 5, 8.

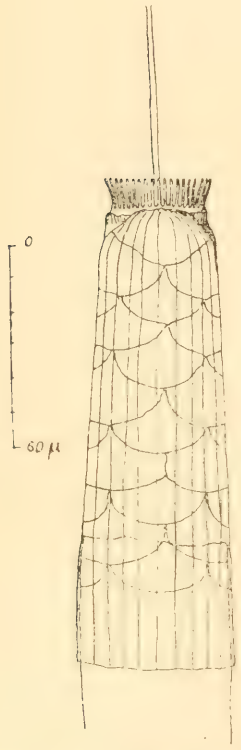


Fig. 13. — *Ditylium Brightwellii*. — Individu montrant les cannelures longitudinales et les écailles dont se composent les valves.

Cette espèce est caractérisée par des valves prismatiques à 3 ou 4 angles présentant à chaque extrémité une longue épine siliceuse insérée au centre d'un cercle plus ou moins régulier de franges doubles.

Dans les récoltes fraîches ou conservées dans l'alcool, cette espèce présente, après coloration par l'hématoxyline, une série de côtes très peu accusées qui font apparaître sur les valves à l'origine tri ou quadrifaciée, en un grand nombre de facettes régulières transformant chaque valve en un prisme, à faces nombreuses, 20 et davantage, de telle sorte que ces faces sont nettement cannelées (fig. 13).

La couronne de franges est constituée par des prolongements doubles insérés sur une membrane d'abord très courte puis, peu à peu, la membrane d'insertion des franges s'accroît en hauteur et forme une collerette à bord extérieur frangé.

Quant aux faces sagittales des valves, elles semblent formées d'une substance homogène, mais si on les examine après l'action de l'hypochlorite de potassium et de la potasse alcoolique, puis après

coloration à l'hématoxyline, ou reconnaît que ces valves, plus ou moins fripées par suite de la dissolution de la silice, sont formées, non plus par des anneaux intercalaires, mais par des écailles dont le bord convexe est situé du côté de l'ouverture des valves ; la largeur de ces écailles est d'environ 25 à 30, pour des valves ayant un diamètre de 35 à 45 μ (fig. 13).

Leptocylindrus danicus.

Cleve, 1889, Pelagiske Diatomeer fran Kattegal. Kjöbenhavn, p. 54 ; 1894. Plantomendersökuingar... Stockholm, p. 15, t. II, fig. 4, 5.
non *Leptocylindrus danicus* Schütt, 1900. Centrifugale und simultane Membranverdickungen Leipzig. Jahrb. f. wen. Bot., p. 504, t. XII, fig. 23, 24, 33.

Le *Leptocylindrus danicus* Cleve est caractérisé par des cellules cylindriques accolées bout à bout en chaîne facilement dissociables. D'après Gran (1), « les anneaux intercalaires sont « invisibles même après la calcination ».

A l'état frais ou dans le plancton conservé dans l'alcool, l'hématoxyline colore uniformément la paroi des valves et ne laisse rien apparaître de la structure, mais après l'action de l'hypochlorite de potassium et de la potasse alcoolique, les parois sont extrêmement fripées et fortement plissées dans le sens transversal, par suite de la dissolution de la silice ; mais il est toujours facile de distinguer avec la plus grande netteté les anneaux intercalaires dont les lignes de suture engrènent les les unes avec les autres le long d'une seule et même génératrice (fig. 14).

Fig. 14. — *Leptocylindrus danicus* montrant les anneaux intercalaires des valves.

On voit par ces exemples, que je me propose de multiplier dans une prochaine communication, l'importance de la méthode d'analyse microchimique des membranes dans l'analyse qualitative du plancton et dans la connaissance plus approfondie des éléments qui le constituent.

(1) H. H. Gran, *Nordisches Plankton*, XIX Diatomeen, p. 24, fig. 24.

RECHERCHES ANATOMIQUES

SUR

LA GERMINATION DES HYPÉRICACÉES ET DES GUTTIFÈRES

Par Georges BRANDZA

INTRODUCTION

Les familles des Hypéricacées et des Guttifères (ou Clusiacées) ont fait l'objet de nombreux travaux touchant l'anatomie comparée ou la classification ; il n'existe, en revanche, pour ainsi dire aucun travail sur l'étude comparée des embryons et de leur germination.

On sait que les Hypéricacées diffèrent fort peu de certaines Guttifères, toutes les transitions pouvant s'observer entre les deux familles ; M. Engler réunit les Hypéricacées aux Guttifères, tandis que M. Van Tieghem considère ces deux familles comme distinctes.

Je me suis proposé de faire cette étude comparée des embryons et de leur germination, pensant que ce travail serait intéressant au point de vue général, et qu'il pourrait en outre, servir à la délimitation de ces deux familles si voisines.

Une des grandes difficultés de ce genre de recherches est la réunion des matériaux ; je n'ai pas malheureusement pu me procurer des échantillons de tous les genres et de toutes les espèces. J'ai pu, pourtant, grâce à l'amabilité de M. le Professeur J. Costantin et à ses nombreux correspondants, me procurer la plupart de mes échantillons ; qu'il me soit permis de lui adresser ici mes plus vifs remerciements.

Je remercie également M. Treub, Directeur de l'Institut Bota-

nique de Buitenzorg, et M. Marcel Dubard, Maître de conférences à la Faculté des Sciences de Paris, pour les graines de Guttifères qu'ils m'ont données.

Je dois aussi à M. J.-C. Willis, Directeur de l'Institut Botanique de Peradenyia et à M. Georges Poirault, Directeur de la villa Thuret, des graines d'Hypéricacées et leur en suis reconnaissant.

Mes germinations ont été obtenues soit dans la serre du laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, soit dans celles du Muséum d'Histoire naturelle, grâce à la bienveillante permission de M. Costantin.

Ce travail a été fait au laboratoire de Botanique de la Sorbonne et au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. J'adresse à mon Maître M. Gaston Bonnier, Directeur de ces deux laboratoires, mes vifs remerciements non seulement pour les encouragements et les précieux conseils qu'il m'a prodigués, mais encore pour toutes les facilités de travail que j'ai trouvées dans ses laboratoires.

Qu'il me soit permis aussi de remercier M. G. Chauveaud, Directeur adjoint à l'École de Hautes Études, pour les excellents conseils qu'il a bien voulu me donner.

TECHNIQUE

Pour effectuer mes recherches, j'ai employé la méthode des coupes à la main, ou la méthode habituelle des inclusions dans la paraffine en fixant les parties de la plante, soit avec le fixateur Flemming, soit avec l'alcool acétique, soit, dans la majorité des cas, avec l'alcool à 70°.

L'usage de l'hypochlorite rend impossible l'emploi des rubans de paraffine, lorsqu'ils sont collés sur lame. Je me suis servi du procédé indiqué dans sa thèse par M. Chauveaud (1), consistant dans l'emploi de microplynes et de poudre de verre ; j'ai combiné ce procédé avec la méthode habituelle des inclusions.

On met dans un microplyne, contenant déjà une couche de poudre de verre, le ruban de paraffine ; on se débarrasse de la

(1) G. Chauveaud, *Sur l'embryogénie de l'appareil laticifère* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. XIV, 1891).

paraffine en mettant le tout dans le xylol ; on étale ensuite encore une nouvelle couche de poudre de verre et on arrive à hydrater les coupes en passant le microplyne dans la série des alcools ; on soumet le microplyne contenant les coupes aux différents réactifs. A la fin, en renversant le contenu du microplyne dans un verre de montre rempli d'eau, les coupes flottent et on peut les prendre et les monter.

Pour observer le mode de développement des tubes criblés on doit suivre une technique spéciale, indiquée par M. G. Chauveaud (1). En signalant le premier, en 1897, une phase tout à fait spéciale dans la différenciation et dans le fonctionnement des tubes criblés primaires, phase qu'il a appelée « *phase de différenciation maximum* », cet auteur nous donne la méthode et le procédé de coloration qu'il faut suivre si l'on veut mettre en évidence les premiers tubes criblés. Depuis, dans les Mémoires qu'il a publiés (2), il insiste sur cette technique qu'il emploie et avec laquelle, d'une manière précise, on peut voir les premiers tubes criblés formés.

Je rappelle cette méthode qui est très simple : après avoir traité les coupes par l'hypochlorite de soude pour se débarrasser du contenu des cellules, on les soumet à l'action de la potasse assez concentrée (quelques pastilles de potasse dans un verre de montre) pendant trois à cinq minutes ; ensuite, après les avoir bien lavées à l'eau, on les traite par l'eau fortement acidulée par l'acide acétique. Ce traitement doit durer de cinq à dix minutes, puis sans laver les coupes, on les met dans le brun Bismarck (en solution alcoolique ou aqueuse). Les coupes sont laissées dans le colorant dix à douze minutes, puis on les lave soigneusement à l'alcool, et on peut ensuite les monter dans la glycérine ou dans le baume de Canada.

Le brun Bismarck présente encore un avantage en ce qui concerne la microphotographie, car les coupes se prêtent extrêmement bien à la photographie.

(1) G. Chauveaud, *Sur l'évolution des tubes criblés primaires* (C. R. Acad. des Sc., p. 546, t. CXXV, 1897).

(2) G. Chauveaud, *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones* (Ann. des Sc. nat., 8e série, t. IV). — *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine de Dicotylédones* (Ann. des Sc. nat., 8e série, t. XII).

HISTORIQUE

Avant d'exposer mes recherches je résumerai nos connaissances sur la morphologie des embryons et des plantules d'Hypéricacées et de Guttifères en examinant brièvement les divers travaux qui ont été publiés jusqu'à ce jour.

C'est à l'ouvrage fondamental de Gærtner qu'il faut remonter pour avoir les premières descriptions précises.

En 1788, Gærtner (1) nous donne une description d'un embryon d'*Hypericum perforatum* : « Embryo semini conformis, lacteus. Cotyledones semicylindricæ. Radicula crassa, centripeta. Albumen nullum ». La description est accompagnée de figures dans la planche LXII. Ce botaniste donne également dans le même volume (2) une bonne description de l'embryon de *Calophyllum inophyllum* avec deux figures à l'appui. « Embryo semini conformis, erectus, albus. Cotyledones maximæ, carnosæ, eleosæ, plano convexæ, intus sæpe parva cavitate in medio exsculptæ, crassissimæ. Radicula parva, exigui tuberculi conici specie, basi cotyledonum prominens. Albumen nullum. »

Trois ans plus tard, le même auteur (3) donne les figures des embryons de trois espèces de *Garcinia* section *Mangostana* et décrit ces embryons, qu'il suppose à tort entourés d'un albumen et formés par deux cotylédons soudés : « Albumen semini conforme, coriaceum, tenuissimum, in vetustis seminibus helvolum, impressionibus vasorum integumenti inscriptum, cum embryone pertinaciter conferruminatum. Embryo longitudine albuminis sed angustior, nunc fere linearis aut lineari lanceolatus, nunc ovato-lanceolatus, semper vero compressus, pseudo monocotyledoneus, inversus. Cotyledones foliaceæ, planæ, in unum corpus indiscretum coalitæ.

Radicula e cotyledonibus sensim attenuatis enata, infera (non supera, qualem fig. *g* exhibet), Tab. CV.

(1) Josephus Gærtner, *De fructibus et seminibus Plantarum*, t. I, p. 300, (Stutgardiæ Typis Academiæ Carolinæ, 1788).

(2) *Loc. cit.*, p. 201, fig. *c* et *d*, Tab. XLIII.

(3) Josephus Gærtner, *De fructibus et seminibus Plantarum*, t. II, p. 106 (Tubingæ, Typis Guilielmi Henrici Schrammii, 1791).

Albumen longitudinaliter dissectum, cum forma embryonis in variis varia. »

Antoine Laurent de Jussieu (1) en 1789 crée les deux familles des Hypéricacées et des Guttifères ; les Hypéricacées constituent le huitième ordre sous le nom d'*Hyperica*, les Millepertuis, et le neuvième ordre est constitué par les *Guttiferæ* (2), les Guttiers.

Les Hypéricacées sont rapprochées par de Jussieu des Guttifères à cause de leur résine, mais ce botaniste ajoute que, par le fruit capsulaire et par les graines extrêmement petites, les Hypéricacées diffèrent des Guttifères, quoiqu'il avoue que la petitesse des graines l'empêche de connaître leur structure.

En 1811, L. C. Richard (3) décrit très exactement la graine du *Clusia palmicida* : elle est recouverte de deux téguments minces et dépourvue d'albumen (périsperme pour Richard) ; la tigelle, que Richard appelle « radicule », est très grande et occupe tout l'intérieur de la graine ; l'embryon présente à la partie supérieure deux cotylédons très petits.

En 1813, A.-L. de Jussieu (4) attire l'attention sur l'importance pour la classification des caractères fournis par les graines. Après avoir rassemblé les observations faites par Gærtner sur la structure intérieure des fruits et des graines d'Hypéricacées et de Guttifères, il propose de rétablir le genre de Tournefort *Androsæmum* qui a trois styles et une baie et il le sépare des *Hypericum* qui ont un fruit capsulaire ; il adopte le genre *Vismia* de Vandelli, caractérisé par cinq styles et une baie à cinq loges. Le genre *Harungana* de Lamarck est rangé dans la série des *Androsæmum* et *Vismia* à cause du fruit qui est une petite baie.

Dans ce Mémoire, de Jussieu insiste de nouveau sur le rapport qui existe entre les Guttifères et les Hypéricacées, par suite du suc résineux que ces deux familles produisent. Attachant une

(1) A.-L. de Jussieu, *Genera Plantarum*, p. 254, 1789.

(2) J'adopte dans ce travail le nom de Guttifères donné par de Jussieu, de préférence à celui de Clusiacées qui n'a été donné qu'en 1836 par Lindley dans son ouvrage : *A natural system of Botany*, 2e édit., p. 74.

(3) Richard, *Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédonés et particulièrement de celui des Graminées* (Ann. du Mus., vol. XVII, p. 156, pl. X, fig. 64-65).

(4) A.-L. de Jussieu, *Sur les caractères généraux des familles tirés des graines Hypéricées, Guttifères* (Ann. du Mus., 1813, t. XX, p. 459-469).

grande importance aux caractères du fruit, il dit que le fruit des Guttifères est généralement beaucoup plus volumineux, les graines plus grosses et moins nombreuses que le fruit et les graines des Hypéricacées. Jussieu nous fait connaître aussi les principaux traits de la germination du *Mammea* : « Le fruit très gros du *Mammea* contient quatre graines dont chacune est recouverte d'une coque ovoïde, coriace, presque ligneuse ; l'amande intérieure n'est recouverte d'aucun tégument qui puisse s'en détacher. »

« Elle est grande, de forme presque ovoïde, de substance solide et même dure, marquée de deux lignes prolongées aux côtes, opposées de la base au sommet où elles se réunissent sur un point peu saillant. Ces lignes paraissent annoncer l'existence de deux cotylédons nus et sans périsperme ; cependant, il est impossible de séparer l'amande naturellement en deux, quoique dans une coupe transversale on aperçoive très sensiblement une ligne qui indique le point d'union des deux parties. M. Poiteau nous a montré dans une graine bien mûre, sous le point saillant au sommet, une très petite radicule, que nous avions cherchée inutilement dans plusieurs autres graines. Il avait aussi observé à Saint-Domingue la germination de cette graine, qu'il avait dessinée sur les lieux. On voit dans ce dessin sortir du sommet de la graine restée entière, un prolongement qui se divise bientôt pour former supérieurement la plumule et inférieurement la radicule et dans cette végétation la graine entière persiste sur le côté. La même observation est consignée dans une note manuscrite de Richard rédigée en Amérique. Nous trouvons encore cette disposition latérale de la graine germante, dans un très jeune échantillon d'une espèce de *Calophyllum* qui existe dans notre herbier. »

De Jussieu termine son Mémoire en résumant les caractères généraux de la graine des Guttifères ; l'embryon est sans « périsperme », composé de deux grands cotylédons qui sont libres comme dans *Calophyllum* ou intimement soudés comme dans *Ochrocarpus*. Il applique malheureusement à la majorité des Guttifères cette notion, exacte pour les *Calophyllum* et *Ochrocarpus*.

Choisy (1) admet, comme de Jussieu, que la masse principale

(1) *Mém. Soc. Hist. nat. Par.*, I, p. 217.

de l'embryon des Guttifères consiste en deux cotylédons soudés. Cambessèdes (1), en admettant la manière de voir de Jussieu et de Choisy, décrit un embryon de *Calophyllum* et un embryon de *Mesua ferrea*.

Martius (2) décrit l'embryon de *Platonia insignis* comme entouré d'un albumen : « Embryone intra albumen spissum carnosum solidum curvulo nunc cylindrico nunc clavato ». Roxburgh (3) en 1832 voit, de même que Martius, l'embryon entouré d'un « périsperme » en décrivant la graine de *Garcinia Mangostana*, de *Garcinia zeylandica*, de *Garcinia Kydia*, de *Xanthochymus dulcis* ; il insiste également sur le mode de germination de ces plantes et constate que la racine principale s'atrophie rapidement et est remplacée par une forte racine adventive qui se développe à la base de la plumule. Thwaites (4) figure une graine de *Garcinia terpnophylla* (*Terpnophyllum zeylanicum*) et émet l'opinion qu'il y a, au milieu d'un albumen, un embryon ou une radicule interne.

John Miers (5), dans un mémoire détaillé, résume les connaissances qu'on avait en 1854 sur l'embryon des Guttifères, en insistant sur les faits donnés par Richard et laissés de côté par Choisy. Il donne le nom de *néorhize* à la soi-disant « radicule interne » de Thwaites.

Spruce (6), en 1855, étudie la germination de *Clusia* ; il constate que la tigelle et la radicule s'allongent et que les cotylédons sont très réduits, de deux à quatre millimètres de diamètre quand ils sont épanouis.

En 1860-1861, paraît un mémoire important de Planchon et Triana (7). Ces auteurs, donnant une grande valeur à l'organisation des graines et montrant que cette organisation a une grande

(1) J. Cambessèdes, Mém. sur les fam. des Ternstrœmiacées et des Guttifères (*Mém. Mus. Hist. nat.*, XVI, 1828).

(2) De Martius, *Nov. gen. et spec.*, *Plant. Brasil.* (vol. III, 1829, p. 169).

(3) Roxburgh, *Flora Indica*, or Descriptions of indian plants, II, p. 620, 1832.

(4) Thwaites, *Journ. of Bot. and Kew Gard. Miscell.*, VI, p. 70, 71, 1854.

(5) John Miers, *Observations on the structure of the seed and peculiar form of the Embryo in the Clusiaceæ* (Transact. of the Linn. Soc., 1854, vol. XXI, p. 243-258).

(6) Spruce (Hook. Journ. of Bot., VII, p. 347, 1855).

(7) Planchon et Triana, *Mémoire sur les Guttifères* (Ann. Sc. nat., 4e série, 1860-1861, t. XIII, XIV, XV et XVI).

importance pour la classification, distinguent dans les Guttifères trois types d'embryons « d'organisation bien tranchée ».

« *Premier type.* — Embryon à tigelle (radicule) (1) très grosse, à cotylédons très petits, mais bien distincts. Telle est l'organisation que L.-C. Richard, le premier, signala chez un *Clusia* de Cayenne (*Clusia palmicida* Rich.), que Turpin retrouva chez *Clusia rosea*, et que nous regardons comme constant chez toutes les Guttifères à fruit capsulaire avec une placentation axile ».

« *Deuxième type.* — Embryon à tigelle (radicule) énorme, plus ou moins tubériforme, offrant une moelle plus ou moins développée, que l'on a décrite souvent comme commissure de cotylédons soudés ou comme une radicule intérieure. Cotylédons nuls, ou représentés par de simples replis de la surface de la graine. Ce type se rencontre chez les Garciniées et les Moronobées. »

« *Troisième type.* — Embryon à tigelle (radicule) très petite, à cotylédons énormes, libres ou soudés; caractère général chez les Calophyllées et les Quiinées » (2).

A la fin de ce Mémoire, Planchon et Triana nous donnent, en même temps qu'un historique, des renseignements sur la germination des Guttifères. Ces auteurs figurent en outre la germination de *Xanthochymus dulcis*; de plus, ils représentent deux embryons soudés de la même plante ayant germé ensemble et ajoutent que ce cas de polyembryonie est assez fréquent dans cette plante.

Bentham et Hooker (3), dans le *Genera Plantarum*, et Baillon (4), dans l'*Histoire des Plantes*, donnent également des détails sur l'embryon des Hypéricacées et des Guttifères.

M. Van Tieghem, dans son Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes (5) étudie aussi les embryons de Guttifères (Clusiacées). Il distingue, suivant les genres, cinq manières d'être des embryons de ces plantes; 1° les cotylédons sont tuberculeux

(1) Planchon et Triana rappellent que les auteurs qui les ont précédés appelaient radicule la tigelle.

(2) Planchon et Triana placent dans les Guttifères les Quiinées qui, comme nous le verrons plus loin, sont considérées comme une famille spéciale.

(3) G. Bentham et J.-D. Hooker, *Genera plantarum*, 1862, vol. I, p. 163-176.

(4) H. Baillon, *Histoire des Plantes*, t. VI, 1877. On trouve également dans cet ouvrage l'histoire très détaillée de la classification de ces deux familles.

(5) Ph. Van Tieghem, *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. Sc. nat., Bot., 7e série, t. I, p. 42, 1885).

(*Calophyllum*, *Mammea*, etc.) ; 2° la tigelle est tuberculeuse par l'écorce et les cotylédons sont petits (*Clusia*, etc.) ; 3° la tigelle est tuberculeuse par l'écorce et les cotylédons manquent (*Montrouziera*, etc.) ; 4° la tigelle est tuberculeuse par la moelle et les cotylédons sont petits (*Pentadesma*) ; 5° la tigelle est tuberculeuse par la moelle et les cotylédons sont nuls (*Xanthochymus*).

Dans *Pentadesma butyracea*, cet auteur insiste sur un fait très intéressant : « Dans l'embryon de cette plante qui manque d'appareil spécial de sécrétion, cette fonction sécrétrice s'opère individuellement dans chaque cellule du parenchyme. Je donne la description de M. Van Tieghem : « Le parenchyme cortical et médullaire est entièrement dépourvu de canaux sécréteurs. Cependant, bien qu'elle manque d'organes spéciaux, la fonction sécrétrice ne s'en accomplit pas moins; seulement elle est réduite à s'opérer individuellement dans chaque cellule du parenchyme : au lieu d'être localisée, elle est diffuse. Outre son contenu gras, dont une partie cristallise en un paquet de longues et fines aiguilles, comme dans le *Montrouziera* et plusieurs autres Clusiacées, chaque cellule du parenchyme produit, en effet, une oléorésine jaune brun ; ce produit de sécrétion est intimement appliqué contre la membrane qu'il revêt d'une couche plus ou moins épaisse ; çà et là il forme, en outre, un globule dans la cavité. Il en résulte que, sur les sections, le tissu offre l'aspect d'un fin réseau jaune brun, dont les mailles sont occupées par la matière grasse. »

L. Pierre (1) dans *Garcinia Vilersiana* dit que : « l'embryon est charnu et indivis ; on distingue au centre, dans toute la longueur de son axe, un tube fibro-vasculaire. Il se prolongera au moment de la germination en une radicule basilaire dont le développement s'arrêtera au moment où naîtra la tigelle (2) au sommet et au pôle opposé de la graine ; c'est à la base de cette tigelle que sortira la racine adventive destinée à soutenir et à nourrir la jeune plante. On rencontre uniformément le même caractère de germination dans tous les *Garcinia* et les *Ochrocarpus*. »

En 1892 John Lubbock (3) décrit, au point de vue de la mor-

(1) L. Pierre, *Flore forestière de la Cochinchine*, fasc. V, 1883.

(2) Mot employé par Pierre au lieu de gemmule ou jeune tige.

(3) John Lubbock, *A contribution to our knowledge of seedlings*. London, 1892, vol. I, p. 231-236.

phologie externe, le fruit, la graine et la plantule d'*Hypericum Androsæmum* (*Androsæmum officinale*) parmi les Hypéricacées, et de *Xanthochymus pictorius* Roxb., *Calophyllum inophyllum* L. et *Mesua ferrea* L. parmi les Guttifères.

R. Keller dans les *Pflanzenfamilien* (1) nous donne quelques figures de morphologie externe de la graine du genre *Hypericum*; M. Engler, dans le même ouvrage, nous donne quelques renseignements accompagnés de quelques figures de morphologie externe de la graine et de quelques coupes d'embryons pour le reste des Hypéricacées et pour les Guttifères.

J. Vesque (2) dans son excellente monographie des Guttifères fournit de très bonnes descriptions de la morphologie externe de l'embryon de beaucoup de Guttifères.

En 1897, M. E. Heckel (3) décrit sommairement la structure de l'embryon de *Pentadesma butyracea*. En 1899 (4), cet auteur décrit la formation des canaux sécréteurs dans un embryon d'*Allanblackia floribunda* au commencement de la germination.

M. Heckel suppose à ces canaux, ainsi qu'à ceux de l'embryon d'*Ochrocarpus siamensis*, une origine lysigène, bien qu'il n'ait pas assisté à leur formation. On verra plus loin ce qu'il faut penser de cette manière de voir.

Comme je n'étudie dans mon travail que l'embryon et la plantule des Hypéricacées et des Guttifères, je passerai sous silence les nombreux travaux d'anatomie comparée faits sur ces deux familles; je me bornerai à renvoyer le lecteur à l'excellent ouvrage de M. Solereder (5).

(1) Engler und Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, t. III, 1895. Leipzig.

(2) J. Vesque, *Guttiferæ*, dans les *Suites au Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, continué par A. et C. de Candolle. Paris, 1893.

(3) E. Heckel, *Les graines grasses nouvelles ou peu connues des colonies françaises* (Ann. de l'Inst. colonial de Marseille, 5e année, vol. IV, 1897, p. 167).

(4) E. Heckel, *Sur la formation des canaux sécréteurs dans les graines de quelques Guttifères* (C. R., t. CXXIX, 1889, p. 508-510).

(5) H. Solereder, *Systematische Anatomie der Dicotyledonen*. Stuttgart, 1899; *Suppl.* 1908.

HYPÉRICACÉES

J'ai eu à ma disposition une grande quantité de graines des genres *Hypericum* et *Haronga* et j'ai obtenu facilement des germinations de toutes ces plantes.

Le genre *Hypericum* comprend, à lui seul, la plus grande partie des *Hypéricacées*. Spach (1) le considérait comme très hétérogène et l'a démembré en un grand nombre de genres ; les genres de Spach sont le plus souvent considérés, notamment par R. Keller (2), comme des sections ou des sous-genres.

Les graines des diverses espèces d'*Hypericum*, au point de vue de la morphologie externe, sont bien caractérisées, notamment par les ornementations du tégument de la graine. En revanche, il y a peu de différences au point de vue de la morphologie interne de l'embryon et de la plantule dans les différents sous genres ou sections d'*Hypericum* ; si, au point de vue de la morphologie externe, les plantules diffèrent entre elles en prenant les caractères propres aux espèces auxquelles elles appartiennent, au fur et à mesure qu'elles grandissent, au point de vue de la morphologie interne, ces plantules ont une grande uniformité de structure.

Je décrirai tout d'abord dans les Hypéricées, l'*Hypericum perforatum* L., type de la section *Millepornm* du genre *Hypericum* pour Spach, l'*Hypericum calycinum* L. qui pour Spach est le type d'un genre *Eremanthe* de la tribu des Androsæminées, et l'*Hypericum Elodes* L. dont Spach a fait l'*Elodes palustris*.

Dans les Vismiés, j'ai étudié *Haronga paniculata* Pers. (*H. madagascarensis* Choisy).

Hypericum.

Embryon.

L'embryon d'*Hypericum perforatum* est très petit ; il est cylindrique, ovoïde, à peine long d'un millimètre ; il est droit,

(1) Suites à Buffon, *Hist. nat. des végétaux*, V, 335, et *Ann. Sc. nat.*, 2e série, V, 157, 349.

(2) In Engler et Prantl, *Pflanzenfam.*, t. III, 1895.

présente une très petite radicule, une tigelle bien développée et deux cotylédons libres, semi-cylindriques, formant un peu moins de la moitié de l'embryon. L'embryon d'*Hypericum* (*Eremanthe*) *calycinum* L. est semblable à celui d'*Hypericum perforatum*, il en diffère seulement par sa taille plus grande, mesurant toujours un millimètre et demi de long, et par l'inégale longueur des cotylédons. L'*Hypericum Elodes* L. présente un embryon excessivement petit d'à peine un demi-millimètre de longueur, mais la conformation est pareille à celle de l'*Hypericum perforatum*.

Les embryons que j'étudie maintenant provenaient de graines ayant séjourné trois jours dans l'eau; ils ont été fixés par la liqueur de Flemming.

Radicule. — Une coupe longitudinale axiale dans la région radiculaire d'un embryon d'*Hypericum perforatum* ou d'*Hypericum calycinum* nous montre une coiffe représentée par deux ou trois assises de cellules avec deux initiales, l'écorce et le cylindre central ont également, chacun pour leur compte, deux initiales. Le cylindre central est bien distinct de l'écorce dès le sommet, comme M. Flahault (1) l'a montré dans l'*Hypericum Gebleri* Ledeb. Dans ce cylindre central il n'y a aucune différenciation.

Tigelle. — Des coupes transversales pratiquées dans la tigelle montrent une écorce constituée par cinq ou six assises de cellules dans *Hypericum perforatum* et *H. Elodes*, six ou sept dans *H. calycinum*. Les cellules de l'écorce sont polyédriques plus ou moins arrondies avec un protoplasma granuleux et de petites gouttelettes de nature oléagineuse. Ces cellules sont plus petites dans l'*Hypericum Elodes* que dans les *Hypericum perforatum* et *H. calycinum*. L'endoderme ne présente rien de particulier.

Le cylindre central de la tigelle d'un embryon d'*Hypericum perforatum*, d'*H. Elodes* et d'*H. calycinum* est limité par une assise péricyclique très nette. L'appareil conducteur est différencié seulement dans la partie supérieure de la tigelle; on distingue deux faisceaux ligneux formés chacun par un ou deux vaisseaux à peine lignifiés, et, alternant avec eux, deux

(1) Ch. Flahault, *Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. VI, p. 105).

faisceaux libériens réduits chacun à un seul tube criblé à peine formé ; un peu plus haut, c'est-à-dire immédiatement au-dessous des cotylédons, on trouve, de chaque côté des faisceaux ligneux, deux tubes criblés notablement écartés et situés au voisinage des faisceaux ligneux en ayant une disposition toujours alterne. L'appareil sécréteur n'est pas encore différencié, on verra qu'il apparaît aussitôt que la germination commence. La différenciation de l'appareil conducteur de l'*H. Elodes* est encore moins prononcée que dans les autres espèces.

Cotylédons. — Dans les cotylédons, l'appareil conducteur est à peine ébauché ; il est constitué par un cordon de cellules allongées dans lequel ni les tubes criblés ni les vaisseaux ne sont différenciés. Le limbe des cotylédons d'*Hypericum perforatum* ou d'*H. calycinum* ne présente ni poches, ni canaux sécréteurs, mais, de distance en distance, on voit sur les bords du cotylédon, sous l'épiderme, une cellule plus grande à contenu granuleux, à noyau assez grand, qui donnera naissance, par des divisions, à une poche sécrétrice, lors de la germination. On trouve même parfois ces cellules en voie de division dans les embryons seulement gonflés par l'eau.

Une coupe longitudinale axiale faite dans un embryon d'*Hypericum calycinum* ayant séjourné quatre ou cinq jours dans l'eau dont le tégument commençait à se déchirer nous montre une gemmule peu développée (Pl. VII, fig. 10). L'ébauche des faisceaux conducteurs se termine brusquement près de l'extrémité des cotylédons. Les futurs vaisseaux sont en contact avec un parenchyme formé de cellules petites, à membrane mince, différentes des autres cellules du limbe et recouvert par un épiderme qui est pourvu de deux cellules stomatique, à l'extrémité du cotylédon. Nous nous trouvons en présence du début de la différenciation d'un hydathode ou stomate aquifère.

Germination.

Le mode de germination des *Hypericum* étant le même dans les nombreuses espèces que j'ai examinées, je décrirai seulement celui d'*Hypericum perforatum*. On observe d'abord une fente

dans le tégument dans la région du micropyle où va poindre la radicule ; aussitôt que la radicule est sortie, la tigelle s'allonge très vite, présentant à la base un petit renflement, indiquant le collet et portant une couronne de poils absorbants. L'apparition de ces poils absorbants est très précoce, car on peut déjà les observer lorsque la radicule commence à peine à pousser ; ces poils ont une durée assez longue et peuvent persister même après l'apparition des premières feuilles. Les cotylédons renfermés d'abord dans le tégumeut de la graine, s'accroissent, rejettent ce tégument et finissent ainsi par bien s'épanouir.

La radicule donnera toujours naissance à la racine principale de la plante ; la moitié inférieure de la tigelle peut donner naissance à des racines adventives très grêles.

L'*Hypericum Elodes* se développe comme l'*Hypericum perforatum* ; il se forme de petites racines adventives sur la tigelle et sur la jeune tige bientôt rampante.

Plantule très jeune. — Étudions d'abord la structure d'une très jeune plantule d'*Hypericum perforatum* dont les cotylédons ne sont pas encore séparés l'un de l'autre et sont encore à moitié enfermés dans le tégument séminal, dont la tigelle a environ 10 millimètres de longueur, et dont la radicule, de 3 millimètres de long environ, commence à s'allonger.

Radicule. — En pratiquant une coupe transversale au sommet de la radicule à un niveau où la coiffe n'est pas complètement exfoliée, on observe une assise pilifère dépourvue de poils absorbants, une écorce externe formée de deux assises de cellules polyédriques ne présentant pas de méats entre elles et une écorce interne formée de trois assises de cellules rectangulaires disposées en séries radiales très régulières. Les cellules de cette écorce interne sont de plus en plus aplaties à mesure qu'elles sont plus profondes. L'assise la plus profonde, c'est-à-dire l'endoderme, est constituée par des cellules encore en voie d'agrandissement présentant une forme pentagonale, aplaties dans le sens tangentiel, avec un contenu protoplasmique granuleux et avec des membranes latérales non encore pourvues de plissements.

Le cylindre central est très petit, limité par une assise péricyclique simple. Les cellules du péricycle alternent avec celles

de l'endoderme ; elles en diffèrent aussi par leur taille et par leur forme hexagonale.

Dans le cylindre central, il n'y a encore, comme tissu conducteur, que deux faisceaux libériens représentés chacun par un tube criblé, de forme losangique caractéristique et dont la membrane épaissie se colore fortement par le brun Bismarck. J'ai suivi leur mode de formation qui est conforme à celui que M. Chauveaud a signalé dans un grand nombre de plantes. Ce botaniste (1) a montré le premier avec précision la naissance des tubes criblés primaires dans les racines, signalant dans leur évolution une phase tout à fait spéciale à ces éléments, qu'il appelle *phase de différenciation maximum* et qui correspond au plus haut degré de leur différenciation.

La forme losangique d'un tube criblé comme M. Chauveaud l'a montré, est une conséquence de son mode de développement. En effet, quand la cellule mère du tube criblé, comme c'est le cas dans cette racine d'*Hypericum perforatum*, se divise par une cloison inclinée faisant avec le rayon un angle de 45°, le tube criblé qui en résulte a toujours la forme losangique très caractéristique.

Si on pratique une coupe transversale près de la base de la tigelle, au-dessous du renflement constituant le collet, on observe (pl. V, fig. 1) la même structure dans l'écorce ; seulement ici, l'assise pilifère a donné naissance à de très nombreux poils absorbants.

Dans le cylindre central on remarque l'apparition de deux faisceaux ligneux représentés chacun par un vaisseau, les faisceaux libériens sont encore représentés chacun par un seul tube criblé. A droite et à gauche de chaque tube criblé, on observe sur le même cercle, une cellule d'origine péricyclique en voie

(1) G. Chauveaud, *Sur le développement du faisceau libérien de la racine des Graminées* (Bull. du Mus. Hist. nat., t. I, 1895). — *Sur le mode de formation des faisceaux libériens de la racine des Cypéracées* (Bull. Soc. bot. de France, t. XLII, 1895). — *Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes* (C. R., t. CXX, 1895). — *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Monocotylédones* (Ann. Sc. nat., 8e série, t. IV). — *Sur l'évolution des tubes criblés primaires* (C. R. Acad. des Sc., p. 546, t. CXXV, 1897). — *Sur la structure de la racine de l'Hydrocharis Morsus-ranæ* (Revue gén. de bot., t. IX, p. 360, 1897). — *Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Dicotylédones* (Ann. Sc. nat., 8e série, t. XII).

de division, qui donnera naissance bientôt à un canal sécréteur. La structure de la jeune racine principale est la même dans l'*Hypericum calycinum* et dans l'*Hypericum Elodes*, la seule différence pour cette dernière espèce réside dans l'écorce qui est déjà lacuneuse et dans le cylindre central qui est un peu plus petit.

Tigelle. — Une coupe transversale de la tigelle dans sa région médiane montre (Pl. V, fig. 2) : un épiderme formé par des cellules assez grandes et recouvertes d'une mince cuticule ; une écorce constituée par cinq assises de cellules laissant des méats entre elles et dont l'assise la plus profonde, l'endoderme, offre les plissements caractéristiques sur les parois latérales de ses cellules.

Le cylindre central est grêle ; l'appareil conducteur et l'appareil sécréteur sont bien représentés. On observe deux faisceaux libériens bien formés comptant de trois à cinq tubes criblés, et, alternant avec les précédents, deux faisceaux ligneux, comptant deux ou trois vaisseaux formant une série radiale, vis-à-vis desquels le péricycle est dédoublé ; les deux faisceaux ligneux peuvent souvent s'unir vers le centre, auquel cas la moelle n'existe pas. A droite et à gauche de chaque faisceau libérien, on observe la présence d'un canal sécréteur dont l'origine est péricyclique comme l'a déjà indiqué M. Van Tieghem (1).

La même structure se retrouve dans les tigelles des *Hypericum* (*Eremanthe*) *calycinum* (Pl. VI, fig. 6 et 8), *Hypericum Androsæmum* L. (*Androsæmum officinale* All.), *Hypericum quadrangulum* L., *Hypericum tomentosum* L., *Hypericum montanum* L. et *Hypericum balearicum* L.

Dans *Hypericum Elodes* L. (*Elodes palustris* Spach) (Pl. VII, fig. 12 et 13) l'écorce est très lacuneuse et le cylindre central très petit. L'épiderme a des cellules recouvertes d'une très mince cuticule ; l'écorce comprend quatre couches de cellules très lâches avec de grandes lacunes entre elles ; enfin la cinquième assise corticale, l'endoderme, offre les plissements latéraux caractéristiques. Le cylindre central, très réduit, est limité par une assise péricyclique simple. L'appareil conducteur est

(1) Ph. Van Tieghem, *Canaux sécréteurs des plantes*, second mémoire (Ann. Sc. nat., 7e série, t. I, p. 51 ; 1885).

représenté par deux faisceaux ligneux formés chacun de deux, rarement trois vaisseaux. Ces faisceaux ligneux se touchent au milieu, de sorte qu'il n'y a pas de moelle. Alternant avec ces deux faisceaux ligneux, il y a deux faisceaux libériens bien développés. Sur la figure 12 (Pl. VII) on voit, sur le flanc d'un faisceau libérien et sous le péricycle, un canal sécréteur bien formé.

A un niveau supérieur de quelques dizaines de μ à celui figuré, ce canal semble inclus dans le liber par suite du développement d'un tube criblé (Pl. VII, fig. 13) de l'autre côté du canal. Sur cette dernière figure, on observe aussi très bien la disparition dans les faisceaux ligneux des premiers vaisseaux, leur place étant indiquée par une lacune qui, bientôt, disparaîtra aussi, étant comblée par suite de la division ou de l'agrandissement des cellules voisines.

Examinons maintenant la structure de la tigelle d'*Hypericum perforatum* ou d'*Hypericum calycinum* sur des coupes transversales successives, partant du milieu et s'approchant des cotylédons; on constate que les faisceaux ligneux se continuent en ligne droite verticalement, gardant sur toute la longueur de la tigelle une position alterne avec les faisceaux libériens. On observe, dans chaque faisceau libérien, au fur et à mesure qu'on s'approche des cotylédons, deux groupes de tubes criblés séparés par une bande de plus en plus large de tissu conjonctif.

La figure 5, planche VI, représente une coupe transversale d'une très jeune tigelle d'*Hypericum calycinum* menée tout près des cotylédons. On voit les deux faisceaux ligneux alternant encore avec deux faisceaux libériens de chaque côté. Entre ces deux faisceaux libériens, les cellules de conjonctif sont en division et c'est ici que plus tard naîtront les faisceaux caulinaires. On voit aussi, sur la figure, les canaux sécréteurs d'origine péricyclique. Les faisceaux ligneux présentent un ou deux vaisseaux à position intermédiaire à côté d'un ou deux vaisseaux alternes primitifs qui persistent encore. On observe aussi, sur la coupe, des cloisonnements du péricycle, la formation de nouveaux tubes criblés et l'apparition de cloisons secondaires indiquant le début de la disposition superposée.

Cette disposition superposée s'établit presque sur place, puisque sur une coupe du nœud cotylédonaire, qui est à un niveau plus élevé d'un dixième de millimètre, cette disposition superposée est des plus nettes; les vaisseaux alternes et intermédiaires ont disparu, les vaisseaux secondaires se sont différenciés et des cloisonnements secondaires se forment donnant naissance à l'assise génératrice entre le bois et le liber. Le passage de la disposition alterne à la disposition superposée se fait dans ces *Hypericum* presque brusquement, tout près des cotylédons. Sur ce passage de la disposition alterne des éléments libériens et ligneux à la disposition superposée, je ne fais que confirmer ce que M. Chauveaud (1) nous a montré depuis longtemps dans un grand nombre de Notes qu'il a consacrées à cette question.

Cotylédon. — Les cotylédons d'*Hypericum perforatum* ou d'*Hypericum calycinum* ont un épiderme formé de grandes cellules sur la face dorsale, et de petites cellules sur la face ventrale; le limbe présente, vers la base, des cellules toutes semblables (Pl. V, fig. 3) et plus haut, dans la région médiane, il montre une assise palissadique très nette (Pl. VI, fig. 7). Toutes ces cellules sont en voie de division très active. Des poches sécrétrices se rencontrent, de distance en distance, sur le bord du limbe. Les nervures ont un appareil conducteur bien différencié, avec une disposition superposée du bois et du liber. Dans le cotylédon d'*Hypericum Elodes*, le limbe est beaucoup plus mince et les cellules plus lâches. On y observe aussi des poches sécrétrices à développement schizogène. — Les stomates aquifères, que nous avions vus à l'extrémité des cotylédons de l'embryon gonflé par l'eau, sont maintenant bien différenciés. Ils persistent tels quels pendant toute la durée des cotylédons, et je n'aurai plus besoin d'en rappeler l'existence en décrivant des plantules plus âgées. J'ai figuré (Pl. VII, fig. 11) un cotylédon

(1) G. Chauveaud, *Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot* (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1901, p. 23). — *Passage de la position alterne à la position superposée de l'appareil conducteur, avec destruction des vaisseaux centripètes primitifs, dans le cotylédon de l'Oignon* (*Allium Cepa*) (Bull. du Mus. d'Hist. nat., 1902, p. 52). — *Persistance de la disposition alterne ou primitive dans les cotylédons de la Betterave* (*Beta vulgaris*) *et de plusieurs autres Chénopodiacées* (Bull. Soc. bot. de France, t. LIII, 4e série, t. VI, 1906, p. 369).

très âgé d'*Hypericum Elodes* montrant le stomate aquifère du sommet et la présence d'autres, nouvellement formés, pendant le cours de la germination. — Je n'ai jamais observé dans les cotylédons les « ponctuations noires » qui ont été décrites dans la feuille par Green, Kienast et d'autres auteurs.

Plantule plus âgée. — Étudions maintenant la structure d'une plantule plus âgée d'*Hypericum perforatum* ayant une racine principale allongée de 30 à 40 millimètres, une tigelle de 15 millimètres de long et une jeune tige avec les deux premières feuilles opposées bien développées.

Racine. — En pratiquant une coupe transversale au milieu de cette racine, on observe, sous une assise pilifère pourvue de poils absorbants, une écorce comprenant six assises de cellules : l'assise subéreuse, puis cinq assises de cellules disposées radialement laissant des méats entre elles ; la dernière de ces assises est l'endoderme, bien caractérisé par ses plissements latéraux.

Une assise péricyclique limite le cylindre central qui présente deux faisceaux ligneux et deux faisceaux libériens ; les faisceaux ligneux comptent chacun trois ou quatre vaisseaux et souvent confluent en une bande diamétrale ; les deux faisceaux libériens comptent chacun quatre à cinq tubes criblés. De part et d'autre de chaque faisceau libérien, on observe un canal sécréteur (que nous n'avions vu qu'ébauché dans une plantule plus jeune) et qui est d'origine péricyclique ; en effet, le péricycle s'est dédoublé par une cloison tangentielle entre chaque faisceau ligneux et libérien ; j'ai observé cette origine péricyclique avec beaucoup de netteté dans la racine de l'*Hypericum calycinum* qui d'ailleurs a exactement la même structure que celle de l'*Hypericum perforatum*. On voit, dans cette racine, d'une façon très nette, la division du péricycle entre les faisceaux ligneux et libériens et la naissance des canaux sécréteurs. On observe quelquefois deux canaux sécréteurs sur le flanc d'un faisceau libérien.

Si on étudie la racine d'*Hypericum Elodes*, on observe sous l'assise pilifère, une écorce lacuneuse formée de 5 ou 6 assises de cellules : l'assise subéreuse, trois assises de cellules avec de très grandes lacunes et enfin deux assises avec des méats dont

la plus interne est l'endoderme bien caractérisé par ses plissements sur les parois latérales des cellules. Le cylindre central est limité par une assise péricyclique. L'appareil conducteur est représenté : 1° par deux faisceaux ligneux comptant chacun deux ou trois vaisseaux ; ces deux faisceaux ligneux peuvent confluer en une bande diamétrale, et le centre de la moelle est alors occupé par un gros vaisseau ; 2° par deux faisceaux libériens, comptant chacun trois à cinq tubes criblés. De part et d'autre de chaque faisceau libérien, on observe un canal sécréteur qui est d'origine péricyclique. Ici aussi, comme dans l'*Hypericum calycinum*, le péricycle se dédouble entre les faisceaux libériens et ligneux et la cellule la plus interne résultant de la division en deux d'une cellule péricyclique, donne naissance à un canal sécréteur.

J'ai aussi observé sur d'autres racines de l'*Hypericum Elodes*, dans le cylindre central, un seul canal sécréteur sur le flanc de chacun des faisceaux libériens.

M. Van Tieghem (1), qui a trouvé le premier cette origine péricyclique des canaux sécréteurs, insiste beaucoup sur cette origine en caractérisant les Hypéricacées ; on verra plus loin que l'origine des canaux sécréteurs des Guttifères (Clusiacées) est tout à fait différente quand ces canaux se développent dans le cylindre central de la racine.

Tigelle. — Si l'on examine une coupe transversale faite au milieu d'une tigelle de l'*Hypericum perforatum*, on observe un épiderme et une écorce pareils à l'épiderme et à l'écorce d'une tigelle plus jeune qui ont été décrits plus haut. L'endoderme, ici, présente des plissements plus nets. Dans le cylindre central, (Pl. V, fig. 4) on constate que le péricycle présente des cellules en division en face de chacun des deux faisceaux ligneux. Ces faisceaux ligneux sont formés chacun d'abord par deux vaisseaux à disposition alterne, confluents en une bande diamétrale par la formation d'un vaisseau primaire qui occupe l'axe du cylindre central. De part et d'autre de cette bande de tissu ligneux, on observe d'autres vaisseaux intermédiaires et superposés au liber. Entre le liber et le bois, des cloisonnements secondaires se montrent formant l'assise génératrice.

(1) *Loc. cit.*

Au point de vue de l'appareil sécréteur, cette figure nous montre les canaux sécréteurs primaires d'origine péricyclique situés chacun de part et d'autre de chaque faisceau libérien ; dans ce cas particulier un des faisceaux libériens possède deux canaux de chaque côté, cela tient à ce que de chaque côté une cellule péricyclique, par deux divisions successives, a donné naissance à deux canaux sécréteurs.

Enfin, l'examen de coupes faites un peu plus haut nous fait voir la disparition des vaisseaux primaires qui formaient la bande vasculaire médiane, laissant à leur place sur un certain parcours une lacune médiane, qui sera comblée par les nouveaux éléments qui se forment. L'assise génératrice fonctionne avec activité, de grands vaisseaux superposés à différenciation centrifuge se formeront et la structure secondaire s'établit.

La structure du cotylédon ne diffère pas sensiblement de celle d'une plantule plus jeune.

Plantule très âgée. — Prenons maintenant une plantule d'*Hypericum perforatum* plus âgée encore, dont la jeune tige porte trois ou quatre paires de feuilles opposées.

La tigelle (Pl. VI, fig. 9) a son épiderme et son écorce en voie d'exfoliation par suite de la formation du périderme qui est d'origine péricyclique. L'endoderme subit de nombreux cloisonnements dans le sens radial et suit ainsi, au début, l'épaississement de la tigelle ; il n'est exfolié que plus tard. Le cylindre central, très développé, est occupé par un gros cordon fibreux et vasculaire central où toute trace de la structure antérieure, binaire avec disposition alterne, a disparu. Le liber forme un anneau continu. Les canaux sécréteurs sont abondants, soit dans le liber secondaire, soit dans le péricycle qui est plurisérié. Le liber primaire, écrasé, a disparu.

L'origine péricyclique du périderme des Hypéricacées dans la tige a déjà été observée par MM. Van Tieghem (1), Morot (2), Douliot (3), Weill (4), mais n'avait jamais été étudiée dans la tigelle.

(1) Van Tieghem, *Second mémoire sur les canaux sécréteurs*, p. 53.
(2) Morot, *Recherches sur le péricycle* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XX, 1884).
(3) Douliot, *Recherches sur le périderme* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. X, 1889).
(4) Weill, *Recherches histologiques sur la famille des Hypéricacées* (Thèse de Pharmacie, Paris, 1903).

Haronga.

Embryon.

L'embryon de l'*Haronga paniculata* Pers. (*H. madagascarensis* Chois.), seule espèce du genre d'après Engler, est très petit et mesure à peine un millimètre de longueur; il est ovoïde, allongé, souvent légèrement arqué. Cet embryon présente une très petite radicule, une tigelle assez développée et deux cotylédons qui forment un peu plus de la moitié de l'embryon. Les cotylédons sont libres, semi-cylindriques, plus ou moins aplatis.

Comme celui des *Hypericum*, l'embryon d'*Haronga* est riche en substances oléagineuses. Toutes les cellules de cet embryon, et surtout les cellules corticales, ont un protoplasme granuleux avec de fines gouttelettes oléagineuses.

Pour étudier la structure de cet embryon, pratiquons des coupes en série en partant de la région radiculaire jusque dans les cotylédons.

Radicule. — Une coupe transversale dans la radicule nous montre seulement une écorce ayant les cellules disposées en séries radiales et un cylindre central dans lequel l'appareil conducteur n'est pas différencié.

Tigelle. — La tigelle présente un épiderme recouvert d'une mince cuticule, en dedans duquel l'écorce forme sept à huit assises de cellules; dans l'assise la plus extérieure, immédiatement sous l'épiderme, on observe six canaux sécréteurs bien formés. Ces canaux sécréteurs naissent par voie schizogène; une cellule sous-épidermique se divise en deux, puis en quatre cellules sécrétrices, puis chacune de ces cellules se divise ensuite tangentiellement. Les mêmes divisions s'opèrent ainsi sur six files longitudinales de cellules sous-épidermiques de telle sorte qu'il se forme six canaux sécréteurs. L'endoderme est dépourvu de plissements; certaines de ses cellules sont divisées tangentiellement.

Le cylindre central est, contrairement à la radicule, pourvu d'un appareil conducteur différencié; sous un péricycle simple se trouvent deux faisceaux libériens représentés chacun par un tube criblé et deux faisceaux ligneux alternes représentés chacun par un ou deux vaisseaux.

Des coupes transversales menées de plus en plus vers le haut de la tigelle montrent que les faisceaux ligneux se continuent dans le même plan vertical, et pénètrent ainsi dans les cotylédons; quant aux faisceaux libériens représentés primitivement chacun par un tube criblé, on voit, à mesure qu'on monte vers le haut à côté du premier tube criblé, apparaître un second tube criblé, de sorte que chaque faisceau libérien est représenté par deux tubes criblés; ceux-ci, en se différenciant sur place, sont de plus en plus écartés l'un de l'autre et séparés par un nombre de plus en plus grand de cellules de conjonctif à mesure qu'on s'approche du nœud cotylédonaire; ces deux tubes criblés correspondant en quelque sorte chacun à un demi-faisceau libérien, se rapprochent ainsi des faisceaux ligneux.

Cotylédon. — Dans une coupe transversale pratiquée dans les deux cotylédons vers leur base on retrouve, dans chaque cotylédon, le faisceau ligneux qui a parcouru la tigelle et qui est entré dans le cotylédon; alternant avec ce faisceau ligneux, de part et d'autre, il y a un tube criblé qui représente le demi-faisceau libérien de la tigelle.

Germination.

Le mode de germination de cet embryon est semblable à celui des *Hypericum*. La radicule sort par une déchirure du tégument de la graine dans la région micropylaire, la tigelle s'allonge aussitôt très vite et présente à sa base comme dans les plantules d'*Hypericum* un renflement indiquant la limite entre la tigelle et la radicule. A la base de ce renflement, on voit une couronne de poils absorbants qui apparaissent de bonne heure et persistent assez longtemps. Les cotylédons, pendant l'allongement de la tigelle, restent encore enfermés dans le tégument de la graine, mais bientôt, en s'accroissant, rejettent le tégument et finissent par s'épanouir. Ces cotylédons sont courtement pétiolés, de forme ovoïde, très souvent cordiformes et alors un peu bifides à leur extrémité.

Plantule jeune. — *Racine.* — La structure de la racine principale est la même que celle d'un *Hypericum perforatum* ou d'un *Hypericum calycinum*. On y trouve le même cylindre

central avec structure binaire et canaux sécréteurs d'origine péricyclique.

Tigelle. — La tigelle d'une plantule très jeune, dont les cotylédons ne sont pas encore bien épanouis, présente, en section transversale, un contour plus ou moins polygonal ; l'épiderme a, de distance en distance, des cellules saillantes formant de petites papilles (Pl. VIII, fig. 16).

L'écorce est formée de cinq ou six assises de cellules : dans l'assise la plus externe, sous-épidermique, se trouvent toujours six canaux sécréteurs. Chaque canal sécréteur présente des cellules sécrétrices dédoublées tangentiellement ou, autrement dit, a une lumière entourée par deux assises de cellules sécrétrices. Les cellules de l'écorce ont une forme plus ou moins arrondie et laissent entre elles de petits méats ; leur membrane est inégalement épaissie. L'endoderme présente des plissements très caractéristiques.

Le cylindre central est limité par une assise péricyclique. Cette assise est dédoublée en face de chacun des deux faisceaux ligneux. L'appareil conducteur a une disposition alterne du bois et du liber ; on observe deux faisceaux libériens comptant chacun cinq à six tubes criblés. Alternant avec ces deux faisceaux libériens, il y a deux faisceaux ligneux, formés chacun par quatre ou cinq vaisseaux qui, se touchant entre eux, confluent en une bande diamétrale. Dans ce cylindre central, les canaux sécréteurs n'ont pas encore fait leur apparition, on verra qu'ils se développent un peu plus tard.

Dans la région supérieure de la tigelle, au voisinage des cotylédons, les deux faisceaux libériens se séparent chacun en deux groupes qui s'écartent de plus en plus l'un de l'autre en se rapprochant des faisceaux ligneux. J'ai figuré (Pl. VIII, fig. 17) la structure du cylindre central dans cette région : on distingue nettement les quatre demi-faisceaux libériens ; on remarque aussi, que dans les faisceaux ligneux, les vaisseaux alternes ont disparu, que des vaisseaux intermédiaires ont apparu et que des vaisseaux superposés sont en voie de différenciation ; cette disparition des vaisseaux alternes est toute récente car la place de ces vaisseaux est encore indiquée par des lacunes. On remarque également, entre les deux demi-faisceaux libériens, à gauche

de la figure, la différenciation d'un tube criblé, et d'un vaisseau de bois en superposition avec lui : c'est la première apparition d'un faisceau caulinaire.

Sur des coupes transversales pratiquées de plus en plus près du nœud cotylédonaire, il est à remarquer que, dans un faisceau ligneux, les vaisseaux alternes et intermédiaires s'arrêtent dans leur développement au nœud cotylédonaire de sorte que dans le cotylédon correspondant on ne trouve que des vaisseaux secondaires ; dans l'autre faisceau, au contraire, les vaisseaux alternes disparaissent mais les vaisseaux intermédiaires persistent encore, et on les retrouve à la base dans le cotylédon correspondant.

Cotylédon. — Une coupe transversale faite dans la même plantule à la base des cotylédons dans les pétioles cotylédonaires (Pl. VIII, fig. 18) nous fait voir dans un cotylédon, outre quelques vaisseaux superposés, les deux vaisseaux intermédiaires de la tigelle et entre eux la lacune occupant la place des vaisseaux alternes qui ont disparu. Dans l'autre cotylédon il n'y a que des vaisseaux secondaires. La disposition de l'appareil conducteur est donc superposée dans les deux cotylédons, seulement dans un des deux, le développement de cet appareil a été un peu plus lent.

L'épiderme de ces pétioles cotylédonaires est papilleux comme celui de la tigelle ; les canaux sécréteurs sous-épidermiques s'y retrouvent également.

Plantule âgée. — Nous avons dit que les canaux sécréteurs dans le cylindre central ne sont pas aussi précoces que dans les *Hypericum* ; pour les observer, il faut examiner une tigelle qui ait les cotylédons bien épanouis et les premières feuilles commençant à se montrer. En suivant de près leur mode de formation, on constate qu'ils ont une origine péricyclique, comme dans les *Hypericum*.

Faisons une coupe transversale au milieu de cette tigelle. Cette coupe (Pl. VIII, fig. 19) nous fait voir, dans le cylindre central, un appareil sécréteur bien représenté par des canaux sécréteurs résultant chacun de la division d'une cellule péricyclique. Ces canaux sécréteurs sont disposés de part d'autre de chaque faisceau libérien. La disposition de l'appareil conducteur à ce niveau est alterne.

En alternance avec les faisceaux libériens, il y a deux faisceaux ligneux ; ces faisceaux ligneux sont formés chacun par des vaisseaux alternes à différenciation centripète, des vaisseaux intermédiaires et des vaisseaux à différenciation centrifuge, superposés au liber. De part et d'autre, entre le bois et le liber, des cloisonnements secondaires se montrent formant l'assise génératrice.

Au fur et à mesure qu'on monte vers le haut de la tigelle, on observe que cette assise génératrice fonctionne avec activité (1). On observe aussi la disparition des vaisseaux alternes, dont la place est indiquée par une lacune, et la formation de nouveaux vaisseaux superposés au liber. En ce qui concerne les deux faisceaux libériens, on les voit se continuant chacun en deux demi-faisceaux qui s'écartent de plus en plus ; entre ces deux demi-faisceaux se trouve un faisceau caulinaire (Pl. VIII, fig. 20). Les canaux sécréteurs se continuent aussi, mais, par suite du grand développement des tubes criblés, ils sont englobés dans le liber.

Enfin, plus haut encore, dans une coupe pratiquée tout près des cotylédons (Pl. IX, fig. 22), on voit les faisceaux caulinaires bien formés et, dans les deux faisceaux ligneux qui vont pénétrer chacun dans un cotylédon, on observe la disparition complète des vaisseaux primaires (leur place est seulement encore indiquée par une lacune) et la présence de vaisseaux superposés secondaires. L'assise génératrice fonctionne entre le bois et le liber ; la structure secondaire est bien établie et on peut voir, en effet, dans le cotylédon âgé (Pl. VIII, fig. 21) que la disposition de l'appareil conducteur y est nettement superposée ; le liber forme toujours deux petits faisceaux en dedans desquels s'observent des files radiales de petits vaisseaux d'origine secondaire. Le liber est recouvert extérieurement par une gaine formée par une assise de petites cellules différentes des cellules du parenchyme voisin. L'épiderme d'un

(1) On voit que l'appareil conducteur a, comme dans *Hypericum*, un développement de plus en plus accéléré à mesure qu'on s'éloigne de la radicule. Ce développement se traduit par le plus grand nombre des éléments libériens, par la réduction progressive des vaisseaux primaires et par l'apparition de plus en plus hâtive des formations secondaires. C'est ce que M. Chauveaud a appelé *accélération basifuge* (Bull. Soc. Bot. France, t. LIII, 1906, p. 374).

tel cotylédon diffère de celui des cotylédons d'*Hypericum* par la présence de nombreuses papilles. Le limbe de ce cotylédon est pourvu de poches sécrétrices vers les bords, et de canaux sécréteurs sous l'épiderme inférieur au voisinage de la nervure (Pl. VII, fig. 14); sous l'épiderme supérieur, on observe une assise palissadique nette. Dans la nervure, on observe une disposition superposée du bois et du liber.

Il est à remarquer que dans ces plantules on peut tracer facilement la limite entre la racine et la tigelle non seulement par l'épiderme et par le petit renflement de la base de la tigelle, mais aussi par l'appareil sécréteur qui est représenté dans la tigelle par six canaux sous-épidermiques qui ne passent pas dans la racine.

RÉSUMÉ DES HYPÉRICACÉES

L'étude des genres *Hypericum* et *Haronga* qui constituent deux types différents d'Hypéricacées, montre que les embryons et les plantules en germination présentent une série de caractères spéciaux.

Les embryons, très petits, contiennent dans leurs cellules toutes les substances de réserve nécessaires à la germination. Ces embryons ont une tigelle plus ou moins longue, non tuberculisée, et portant deux petits cotylédons. Lors de la germination, la tigelle s'allonge très vite, puis les cotylédons s'épanouissent tandis que la radicule se développe et devient la racine principale de la plante. Ce mode de germination se rapproche de celui que nous retrouverons dans les Clusiées parmi les Guttifères.

L'appareil conducteur de l'embryon est à peine différencié ; on n'observe de vaisseaux ligneux et de tubes criblés à peine formés que dans la partie supérieure de la tigelle et que dans les cotylédons à la base. Ces éléments ne sont pas différenciés dans la plus grande partie des cotylédons, dans la moitié inférieure de la tigelle et dans la radicule.

L'embryon est dépourvu de canaux sécréteurs péricycliques ; ceux-ci n'apparaissent qu'au moment de la germination. La tigelle du genre *Haronga* possède des canaux sécréteurs sous-épidermiques. Les cotylédons des *Hypericum* ont, dès le début

de la germination, de petites poches sécrétrices ébauchées qui manquent dans l'*Haronga* à ce stade.

Dans les plantules, la racine principale est toujours binaire; elle possède toujours des canaux sécréteurs et un périderme d'origine péricyclique; elle est dépourvue de canaux sécréteurs corticaux.

La tigelle d'une plantule en germination a un cylindre central avec une structure binaire; l'appareil conducteur a une disposition alterne du bois et du liber. Il y a toujours des canaux sécréteurs péricycliques; mais ceux-ci apparaissent plus tardivement dans le genre *Haronga* que dans le genre *Hypericum*. Il n'y a jamais de canaux sécréteurs corticaux dans la tigelle des *Hypericum*, même dans les espèces qui en possèdent dans leur tige. Dans le genre *Haronga*, il y a des canaux sécréteurs sous-épidermiques. Le périderme est d'origine péricyclique.

Les cotylédons présentent un appareil conducteur à disposition superposée dans le genre *Hypericum*. Dans le genre *Haronga*, tout à fait au début de la germination, le bois et le liber sont alternes; plus tard, les vaisseaux alternes disparaissent et de nouveaux vaisseaux se forment en superposition avec le liber. Il y a des poches sécrétrices sur le pourtour du limbe et des canaux sécréteurs au voisinage de la nervure. Dans l'*Haronga* les cotylédons ont en outre, dans leur pétiole, des canaux sécréteurs sous-épidermiques semblables à ceux de la tigelle.

Il y a toujours au sommet des cotylédons, à l'extrémité de la nervure médiane, un stomate aquifère, de structure normale, qui est déjà ébauché dans l'embryon seulement gonflé par l'eau.

La limite de la tigelle et de la radicule est indiquée par l'interruption de l'épiderme et des canaux sécréteurs corticaux, qui dans la tigelle de l'*Haronga* ne passent pas dans la racine. La structure de ces deux membres est semblable au point de vue de l'appareil conducteur. Au sommet de la tigelle, chaque faisceau libérien se continue en deux moitiés qui s'écartent l'une de l'autre et passent dans le cotylédon correspondant, les vaisseaux alternes s'atrophient et les vaisseaux de formation secondaire superposés, seuls, subsistent dans les cotylédons.

Les vaisseaux de la tige sont en continuité avec des vaisseaux d'origine secondaire de la tigelle.

GUTTIFÈRES

Dans cette famille (1) je distinguerai avec Planchon et Triana trois types d'embryons. On verra que ces trois types d'embryons qui caractérisent des tribus, se distinguent non seulement par leur morphologie, mais aussi par leur mode de germination, chaque type ayant un mode de germination qui lui est propre.

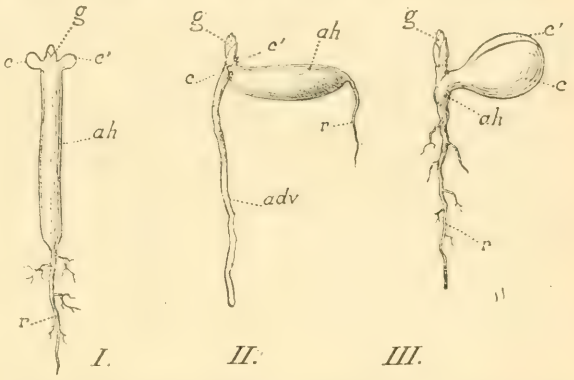


Fig. 1. — Schéma représentant le mode de germination des trois types d'embryons de Guttifères. — I. *Clusiées* : la tigelle s'allonge, les cotylédons petits deviennent foliacés, la radicule devient la racine principale de l'arbre. — II. *Moronobées, Garciniées* : la tigelle tuberculisée ne s'allonge pas; les cotylédons restent écailleux; une racine adventive, développée à la base de la tige, devient la racine principale de l'arbre. — III. *Calophyllées* : les cotylédons sont tuberculisés et présentent un pétiole net; la tigelle est réduite, la radicule devient racine principale de l'arbre; *ah*, tigelle; *c c'*, cotylédons; *r*, radicule; *g*, gemmule; *adv*, racine adventive.

Ainsi, le premier type d'embryon, à radicule petite, à tigelle grosse et à cotylédons petits, caractérisera la tribu des *Clusiées*. Pendant la germination, la radicule donne la racine principale, la tigelle s'allonge et les petits cotylédons s'accroissent et deviennent foliacés. Sur cette tigelle allongée, vers la base, on observe des racines adventives, mais, contrairement à ce qui advient dans d'autres types, jamais le rôle de racine principale ne semble dévolu à ces racines adventives (fig. 1, I).

Le second type d'embryon présente une tigelle énorme, tuberculisée, avec une radicule très réduite et des cotylédons

(1) Planchon et Triana dans leur important mémoire admettaient les Quiinées comme cinquième tribu des Guttifères. Mais les *Quiina* doivent être exclus des Guttifères : ils forment une petite famille à part (Voy. Van Tieghem, *Canaux sécréteurs des plantes*, Ann. Sc. nat., 7e série, t. I, 1885, p. 38, et les *Éléments de Botanique*, 4e édition, t. II, p. 642; voir aussi Engler *Pflanzenfam.*). Pour la classification des Guttifères, voir l'excellente monographie de Vesque, *Guttiferæ*, A. et C. de Candolle, *Monogr. Phan.*, vol. VIII, 1893.

extrêmement petits. Ces cotylédons sont écailleux, imbriqués et protègent le sommet de la gemmule. Ce second type d'embryon présente un mode de germination tout à fait différent de celui du premier type. Ici la radicule est transitoire et la racine principale de l'arbre provient d'une première racine adventive née à la base de la jeune tige. La tigelle ne s'accroît et ne s'allonge pas et les cotylédons s'épanouissent mais ne prennent jamais l'aspect foliacé comme ceux du premier type, ils restent toujours écailleux ; la jeune tige pousse très vite et les premières feuilles formées sont très réduites, écailleuses; ce n'est qu'après la formation de deux ou trois verticilles de feuilles écailleuses que les deux premières feuilles semblables aux feuilles de l'arbre se forment. Ce second type caractérise les tribus des *Moronobées* et des *Garciniées* (fig. 1, II).

Dans le troisième type d'embryon, la tigelle est très réduite, la radicule est extrêmement petite, mais les cotylédons prennent un développement considérable, deviennent tuberculeux et accumulent des matériaux de réserve ; ce sont donc ici les cotylédons, et non la tigelle, qui contiennent les réserves nécessaires au développement ultérieur de la plante.

Par le mode de germination ce troisième type diffère aussi des deux précédents. En effet, ici, la radicule forme la racine principale de l'arbre comme dans le premier type, mais la tigelle ne s'allonge que très peu et les cotylédons restent toujours accolés et enfermés dans le tégument de la graine; seuls les pétioles cotylédonaires sortent du tégument en s'écartant un peu pour laisser libre passage à la gemmule qui se développera rapidement en une jeune tige avec premières feuilles écailleuses comme dans le type précédent.

Ce troisième type d'embryon caractérise la tribu des *Calophyllées* (fig. 1, III).

PREMIER TYPE

Embryon

J'ai étudié comme exemple du premier type l'embryon de *Clusia rosea* (1).

(1) Les graines de *Clusia rosea* proviennent de la Guadeloupe. Elles ont été envoyées à M. le Professeur J. Costantin, par le Révérend Père Duss.

L'embryon de *Clusia rosea* est cylindrique, mesurant en général 7 à 8 millimètres de longueur et 2 millimètres de largeur. La radicule est très petite, la tigelle forme la presque totalité de l'embryon, elle est cylindrique et surmontée d'un mamelon formé de deux cotylédons très petits mais bien distincts.

Une coupe transversale (fig. 23, Pl. IX) faite au milieu de la tigelle d'un embryon non germé nous fait voir un épiderme à cellules petites, remplies toutes de produits de sécrétion, une écorce bien développée, bourrée de substances grasses et dépourvue d'amidon; des méats de forme triangulaire sont ménagés entre les cellules corticales. Ces méats sont également remplis de produits de sécrétion.

L'écorce présente deux cercles de canaux sécréteurs; le premier cercle, placé immédiatement sous l'épiderme, est formé en général de 25 à 30 canaux sécréteurs (1), le second, plus profond, situé au milieu de l'écorce, est formé en général de 5 à 6 canaux sécréteurs.

M. Van Tieghem (2), en décrivant l'embryon de *Clusia rosea*, n'indique dans l'écorce de cet embryon qu'un seul cercle de canaux sécréteurs.

Sur une dizaine d'embryons de *Clusia rosea* dont j'ai étudié la structure, j'en ai trouvé huit possédant un second cercle de canaux sécréteurs formé de 5 à 6 canaux et sur deux embryons seulement, le second cercle était réduit à 2 canaux sécréteurs. L'absence du cercle interne de canaux sécréteurs me semble anormale dans l'espèce que j'ai étudiée.

L'écorce est limitée à l'intérieur par un endoderme très net.

Le cylindre central ne présente pas de canaux sécréteurs et l'appareil conducteur n'est pas encore différencié. On remarque seulement une ébauche de quatre faisceaux libériens.

Une coupe longitudinale axiale (Pl. IX, fig. 24) d'un tel

(1) Mlle Leblois, dans ses *Recherches sur l'origine et le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. VI, p. 289, fig. 85) donne une figure d'un canal sécréteur de la tigelle de *Clusia rosea*.

(2) Ph. Van Tieghem, *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. I, 1885, p. 41. On sait qu'il existe, d'après Vesque, trois espèces qui ont été appelées *Clusia rosea* : *Clusia rosea* L., *Clusia grandiflora* Splitg. (*Cl. rosea* Ch. Lemaire) et *Clusia Hilariana* Schlecht (*Cl. rosea* Cambess.). M. Van Tieghem a peut-être examiné une espèce différente de celle que j'ai étudiée.

embryon est intéressante parce qu'elle nous montre la différenciation précoce de l'appareil sécréteur qui est représenté par des canaux sécréteurs prenant naissance tout près des cellules initiales de l'écorce de la radicule, bien avant la différenciation de l'appareil conducteur.

Les canaux sécréteurs, dont on a vu l'origine au voisinage des initiales de l'écorce, se continuent en ligne droite dans la racine et tout le long de la tigelle jusqu'à l'extrémité des cotylédons, comme le montre la figure 24 de la planche IX.

Dans les cotylédons d'un embryon non germé, l'appareil conducteur est déjà bien ébauché, mais pas encore différencié (Pl. IX, fig. 25).

On trouve dans les cotylédons, de même que dans la radicule et dans la tigelle, des substances graisseuses en grande quantité, répandues dans toutes les cellules et, par-ci par-là, des cellules remplies de substances oléorésineuses jaunâtres. Ces substances se trouvent surtout en grande abondance dans les cellules épidermiques.

Enfin, dans cette même coupe axiale (Pl. IX, fig. 25), on voit, au sommet de la tigelle, dans l'écorce, des méats sécréteurs et, dans deux de ces méats, à gauche du cylindre central, on distingue encore des produits de sécrétion qui ont été noircis et durcis par le fixateur Flemming. Avec l'orcanette acétique le contenu de ces méats présente la couleur caractéristique des produits de sécrétion.

Germination.

Je ne peux, à mon grand regret, donner aucune indication sur le mode de germination du *Clusia rosea* dont je viens d'étudier la structure. J'ai mis des graines en germination dans les serres du Muséum et, sous châssis chaud, au laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau et pas une seule ne s'est developpée.

M. le Professeur Costantin m'a aimablement fait parvenir des plantules un peu âgées de *Clusia minor* L. qui avaient trois paires de feuilles opposées ; je pourrai donc, tout au moins, donner quelques détails sur la morphologie de ces plantules. On constate, tout d'abord, que c'est la radicule qui

devient la racine principale de la plante ; dans mes échantillons, la tigelle avait 30 millimètres de long et les cotylédons, un peu réniformes, étaient foliacés avec un pétiole cotylédonaire très court mais distinct. Chaque cotylédon mesurait environ 25 millimètres carrés. Quelques grêles racines adventives prenaient naissance à la base de la tigelle.

La racine principale nous montre, en coupe transversale, une écorce bien développée dans laquelle on observe, outre un cercle de canaux sécréteurs situés dans la troisième assise en dedans de l'assise pilifère, un début de périderme d'origine périphérique prenant naissance sous l'assise pilifère. Le périderme se forme donc ici de la même manière que dans la racine de *Clusia flava* dont M. Van Tieghem a donné la description (1).

Dans le cylindre central, les formations secondaires sont développées, il y a quatre faisceaux libériens et quatre faisceaux ligneux ; ce cylindre central est dépourvu de canaux sécréteurs.

Dans la tigelle âgée, l'écorce présente un cercle de canaux sécréteurs, situés vers la périphérie. Le périderme est bien formé et a une origine très superficielle. Dans le cylindre central, on constate la trace de quatre faisceaux ligneux primaires qui ont disparu ; dans le liber il n'y a pas de canaux sécréteurs alors qu'il y en avait dans le liber de la racine.

Dans les cotylédons âgés, on observe dans le pétiole une nervure avec le bois superposé au liber formant un arc à convexité dorsale dans lequel il semble qu'on doive distinguer deux faisceaux.

DEUXIÈME TYPE

J'ai étudié dans ce deuxième type les genres : *Symphonia* L., *Allanblackia* Oliv. et *Pentadesma* Sabine parmi les Moronobées et, dans le genre *Garcinia*, les deux sous-genres *Xanthochymus* Roxb. et *Eugarcinia* Vesque parmi les Garciniées.

Symphonia globulifera L.

Embryon.

L'embryon est représenté par une énorme tigelle tubercu-

(1) Ph. Van Tieghem, *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires*. Premier mémoire : *La racine* (Ann. Sc. nat., 5e série, t. XIII, 1870, p. 260), et *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 716.

lisée, par une radicule extrêmement petite et par des cotylédons réduits à de minuscules écailles; la gemmule est bien développée.

L'embryon est globoïde, réniforme, mesurant d'habitude 35 millimètres de longueur, 20 à 25 millimètres de largeur et 18 à 20 millimètres d'épaisseur. Il présente une surface parcourue par de grands sillons assez profonds disposés parallèlement suivant sa longueur. Ces grands sillons, de place en place, sont reliés entre eux par des sillons obliques.

L'examen de coupes transversales menées au milieu de la tigelle d'un embryon non germé montre tout d'abord un grand nombre de canaux sécréteurs épais pouvant s'anastomoser et se ramifier et, ensuite, la présence d'une grande quantité de substances graisseuses tant dans la région corticale que dans la région médullaire.

L'épiderme est formé de petites cellules recouvertes d'une cuticule très mince.

La région corticale, bien développée, est représentée par des cellules polyédriques contenant des substances graisseuses solidifiées et cristallisées en un paquet de fines aiguilles, comme dans l'embryon de *Garcinia sizygiifolia* dont on lira plus loin la description.

Tant dans le parenchyme cortical que dans le parenchyme médullaire, on trouve des canaux sécréteurs qui commencent à s'oblitérer : les cellules sécrétrices s'hypertrophiant se divisent activement, remplissent bientôt toute la cavité du canal et, par ce fait, ce canal sécréteur cesse de fonctionner; pendant ce temps, d'autres canaux sécréteurs se forment, surtout près du liber, mais aussi dans la région médullaire de l'embryon.

On voit donc combien la fonction sécrétrice est active dans l'embryon de cette Moronobée et, avant même que l'embryon germe, on assiste à la disparition de certains canaux sécréteurs et à la formation de nouveaux canaux.

L'appareil conducteur est disposé suivant un cercle, exactement comme dans la tigelle d'*Allanblackia Saeleuxii* que nous allons voir plus loin. Il y a un cercle continu de tubes criblés, au-dessous desquels se trouvent, de place en place et assez rapprochés, des groupes de vaisseaux. De distance en distance, on

voit aussi, en dedans des tubes criblés et des vaisseaux, dans la région périmédullaire, de petits canaux sécréteurs nouvellement formés.

Germination.

Malgré la grande quantité de graines mises à germer, je n'ai pu, pendant longtemps, obtenir aucune plantule; il y avait toujours un commencement de germination qui se manifestait par la sortie de la gemmule, mais le développement ultérieur était arrêté.

En faisant une coupe axiale longitudinale dans la partie radiculaire de ces embryons qui présentaient un début de germination, j'ai toujours observé la formation d'un liège au sommet de la radicule sur l'emplacement même des initiales de la racine. Il y avait donc une destruction du méristème terminal de la radicule et par conséquent un arrêt dans le développement de cette radicule.

C'est seulement pendant l'impression de ce travail que j'ai pu enfin étudier les plantules développées qui me furent aimablement envoyées par M. Costantin; le temps m'a manqué pour faire une étude approfondie de ces plantules, mais je pense qu'il est utile de décrire brièvement leur structure.

Le mode de germination est conforme au deuxième type dont j'ai déjà parlé : la radicule se développe, donne d'assez nombreuses radicelles, mais sa croissance est très vite dépassée par celle d'une racine adventive qui se forme à la base de la jeune tige ; les premières feuilles de cette jeune tige sont écailleuses; la tigelle et les cotylédons ne s'accroissent sensiblement pas.

La radicule, près du sommet, montre, sous l'assise pilifère, une assise subéreuse tout à fait semblable à celle du *Xanthochymus pictorius* décrit plus loin. L'écorce est formée de cellules arrondies présentant entre elles des méats, et contenant de place en place, des mâcles en oursins; l'endoderme présente des plissements nets. Le cylindre central comprend, sous un péricycle dédoublé en face des faisceaux du bois, huit faisceaux ligneux formés de un ou deux vaisseaux et huit faisceaux libé-

riens alternes, comptant de trois à cinq tubes criblés. Vers sa base, cette racine possède une moelle complètement sclérifiée et des canaux sécréteurs ont apparu, dans le liber, avec les formations secondaires libéroligneuses.

La racine adventive diffère de la racine principale par le plus grand nombre de faisceaux libériens et ligneux (quatorze) et par la présence, en dedans de l'assise subéreuse, dans les assises corticales les plus externes, de cellules sclérifiées. Les canaux sécréteurs se développent, comme dans la racine, avec les formations secondaires. Le périderme est d'origine superficielle.

La tigelle ne diffère pas comme structure de la tigelle de l'embryon ; on y retrouve les mêmes corps gras cristallisés en longues et fines aiguilles. Les formations secondaires sont plus développées dans les faisceaux qui sont distincts.

Allanblackia Sacleuxii Hua (1).

Embryon.

Une énorme tigelle tuberculisée constitue la presque totalité de l'embryon ; la radicule est très petite et les cotylédons sont écailleux et extrêmement réduits. L'embryon mesure 35 à 40 millimètres de longueur, 25 millimètres de largeur et 15 à 20 millimètres d'épaisseur.

Un fait caractéristique au point de vue de la structure de cet embryon non germé, est la présence d'un périderme d'origine sous-épidermique (Pl. IX, fig. 26). Ainsi la tigelle se trouve protégée de très bonne heure. Les petites cellules épidermiques de cette tigelle possèdent une cuticule très mince. La région corticale est représentée par des cellules de forme hexagonale, leurs membranes présentent des épaississements inégaux.

Toutes les cellules corticales sont remplies de substances grasses solides et cristallisées de la même manière que les substances grasses de l'embryon de *Garcinia sizygiifolia* (Pl. XIII, fig. 55).

(1) Espèce due au R. P. Sacleux et originaire de l'Afrique tropicale (Zanguebar) ; elle a été décrite par M. Hua en 1896 (Bull. du Mus. d'Hist. nat. de Paris, n° 4).

Un cercle de canaux sécréteurs se trouve dans la troisième ou quatrième assise sous-épidermique. Ces canaux sécréteurs sont très petits, de la même taille qu'une cellule corticale. Les cellules sécrétrices sont au nombre de 8 à 10; leur taille est extrêmement réduite et elles ont des membranes très minces.

L'assise endodermique n'est pas reconnaissable, de même que le péricycle : la limite entre l'écorce et le cylindre central ne peut être tracée que grâce au cercle continu de liber, en dessous duquel se trouvent, de place en place, des groupes de quatre à huit vaisseaux (Pl. IX, fig. 27). A l'intérieur de ce cercle, la région médullaire est presque semblable par ses cellules à la région corticale. La membrane des cellules de la moelle présente les mêmes épaississements et les mêmes ponctuations que celles de l'écorce.

Le parenchyme médullaire contient, comme le parenchyme cortical, beaucoup de substances oléagineuses solidifiées et cristallisées.

On extrait des embryons d'*Allanblackia* une sorte de beurre connu sous le nom de *beurre de Bouandja* (1).

Germination.

Le mode de germination d'*Allanblackia Sacleuxii* Hua est tout à fait semblable à celui de *Xanthochymus* (dont je donnerai plus loin la description détaillée) et de toutes les autres Garciniées.

Pendant la germination, la grosse tigelle reste à peu près de même dimension. Par les réserves qu'elle renferme, elle joue un rôle nutritif pendant le développement de la plante. La germination débute par l'allongement de la radicule, tandis qu'au pôle opposé, une jeune tige commence à pousser. A la base de cette tige et tout près de la grosse tigelle, naît une racine adventive.

C'est cette racine adventive qui plus tard constituera la racine principale de la plante adulte.

Grâce à l'obligeance de M. le Professeur J. Costantin, j'ai eu

(1) Voy. Edouard Heckel, *Sur les graines de l'Allanblackia et sur le beurre de Bouandja qu'elles contiennent* (C. R., t. CXXVIII, 1899, p. 460-462).

à ma disposition un pied d'*Allanblackia Sacleuxii* âgé de trois ans. La plante a germé dans les serres du Muséum, elle a été conservée dans l'alcool après sa mort. J'ai pu très bien étudier la structure de la tigelle, la structure secondaire de la radicule et celle de la racine adventive.

Les jeunes parties des racines (radicule et racine adventive) étaient détériorées et je n'ai pu malheureusement voir leur structure primaire.

En faisant une coupe transversale (Pl. IX, fig. 28) au milieu de cette tigelle âgée de trois ans, on constate le grand développement de l'appareil conducteur : les vaisseaux du bois sont sériés et séparés par des rayons médullaires. Un très grand nombre de tubes criblés se sont formés, et, en même temps, on constate de nombreux canaux sécréteurs à tous les stades de développement qui se forment tout autour du liber. Tous ces canaux sécréteurs sont schizogènes et tous, dans cette région, se sont formés pendant la germination, car, dans l'embryon non germé, ils existaient seulement dans la région corticale la plus externe et en nombre très restreint.

Les coupes transversales menées dans la radicule et dans la racine adventive (future racine principale) nous montrent la présence de canaux sécréteurs dans le liber; par contre, dans l'écorce, ils font totalement défaut.

Dans la racine, le périderme est d'origine superficielle.

Pentadesma butyracea Sabine.

Embryon.

Comme il a été dit dans la partie historique de ce travail, l'embryon de *Pentadesma butyracea* a fait l'objet d'une étude de la part de M. Ph. Van Tieghem.

M. Van Tieghem décrit un appareil sécréteur diffus, qu'il a trouvé le premier dans cet embryon non germé. J'ai reproduit cette description plus haut dans l'historique.

L'embryon de *Pentadesma* est représenté par une énorme tigelle tuberculisée, constituant à elle seule presque tout l'embryon. La radicule est très petite et les deux cotylédons, très

réduits, forment de petites écailles bien visibles qui protègent la gemmule.

L'embryon mesure 40 à 45 millimètres de longueur, 25 à 30 millimètres de largeur et 10 à 15 millimètres d'épaisseur.

Une coupe transversale faite au milieu de la tigelle présente (Pl. XII, fig. 47), sous un épiderme formé de petites cellules, recouvertes d'une cuticule bien développée, un parenchyme représenté par des cellules plus ou moins allongées radialement et se continuant sans interruption jusqu'au centre, sans qu'il soit possible de délimiter l'écorce du cylindre central. Il n'y a ni endoderme, ni péricycle différenciés.

Au sein de ce parenchyme, se trouvent des faisceaux conducteurs disposés isolément suivant un cercle. La grande majorité de ces faisceaux conducteurs sont représentés seulement par du liber (Pl. XII, fig. 48).

Un petit nombre de ces faisceaux conducteurs sont représentés par du bois et du liber et, dans ce cas, on trouve souvent le bois entouré par le liber.

On voit donc que cet embryon est différent de celui de *Symphonia* et d'*Allanblackia* où on a vu le liber formant un anneau continu séparant une région corticale d'une région médullaire. De plus, dans la tigelle de *Symphonia* et dans la tigelle d'*Allanblackia*, il y a un appareil sécréteur différencié ; cet appareil est représenté par une multitude de canaux sécréteurs, tant dans l'écorce que dans la moelle, dans la tigelle de *Symphonia*, ou par un nombre très restreint de petits canaux sécréteurs corticaux dans la tigelle d'*Allanblackia* ; au contraire, l'appareil sécréteur dans la tigelle de *Pentadesma* est diffus, la sécrétion s'opérant dans toutes les cellules du parenchyme cortical et médullaire sans qu'il y ait ni canaux ni poches différenciés.

Par la disposition et la structure des faisceaux conducteurs, l'embryon de *Pentadesma* se rapproche de l'embryon de *Xanthochymus*, décrit plus loin. D'ailleurs Vesque (1), dans sa monographie, se basant sur la structure de la feuille (épiderme, stomates, etc.), fait de ce genre le passage entre les *Moromobées* et les *Garciniées*.

(1) *Loc. cit.*, p. 248.

En ce qui concerne la germination je n'ai malheureusement pu avoir de plantules. Mais la seule considération de cet embryon, avec tigelle tuberculisée et bourrée de substances de réserves, permet d'affirmer que le mode de germination est pareil à celui d'*Allanblackia*.

Xanthochymus pictorius Roxb.

Embryon.

M. Van Tieghem (1), dans son second mémoire sur les canaux sécréteurs, étudie cet embryon au point de vue de l'appareil sécréteur. L'embryon de *Xanthochymus pictorius* mesure en général 40 millimètres de longueur sur 18 à 20 millimètres de largeur. Il est représenté par une radicule très peu développée, par une énorme tigelle tuberculisée, de forme ovoïde, allongée, légèrement comprimée dans le sens longitudinal et formant à elle seule presque tout l'embryon, car les deux petits cotylédons qu'elle porte sont extrêmement petits, imbriqués, protégeant ainsi le sommet de la gemmule. Le sommet de cette tigelle, au voisinage des cotylédons, présente un petit mamelon aplati situé dans un plan coupant les cotylédons par leur milieu.

Cette disposition est mise en évidence dans la microphotographie reproduite dans la Planche X, fig. 29 qui montre en outre l'ébauche de l'appareil conducteur non encore différencié dans les cotylédons d'un embryon n'ayant pas germé.

Des coupes transversales pratiquées au milieu d'un embryon non germé de *Xanthochymus pictorius* présentent une forme ovoïde ; à la périphérie, il y a un épiderme à cellules petites avec une cuticule assez développée. Un cercle de faisceaux conducteurs disposés isolément fait la séparation entre la moelle à l'intérieur et l'écorce à l'extérieur. Il n'y a pas de distinction entre le parenchyme médullaire et le parenchyme cortical, toutes les cellules sont pareilles, toutes sont bourrées d'amidon. Tout l'embryon contient une multitude de poches et surtout de canaux sécréteurs disposés dans toutes les directions et

(1) *Loc. cit.*, p. 41.

sécrétant un latex oléorésineux, jaune clair et opaque, qui est une sorte de gomme gutte.

Les poches sécrétrices et les canaux sécréteurs sont tapissés de petites cellules sécrétrices à membrane cellulosique très mince. Le protoplasma de chaque cellule sécrétrice présente un aspect finement granuleux, avec un noyau assez grand. Il n'y a pas de grains d'amidon dans les cellules sécrétrices mais il y a beaucoup de substances oléorésineuses sous forme de toutes petites gouttelettes.

Il est intéressant de noter dans ces coupes transversales que dans le cercle de faisceaux conducteurs, il y a des faisceaux formés seulement par du liber, d'autres formés par du liber et du bois ayant la structure superposée, d'autres qui sont bicollatéraux ayant du liber développé du côté de la moelle, et d'autres enfin à structure concentrique.

Dans une microphotographie (fig. 30, Pl. X) on voit le commencement de cette structure concentrique avec l'assise génératrice qui fonctionne tout autour du bois.

Dans ce même embryon non germé, en faisant une coupe transversale à la base de la tigelle, on observe, dans le cylindre central, l'appareil conducteur disposé suivant un cercle fermé avec sept à huit groupes de tubes criblés représentant autant de faisceaux libériens, et, alternant avec eux, autant de faisceaux ligneux, ayant un, deux ou trois vaisseaux.

La région corticale possède de nombreux canaux sécréteurs, tandis que la région médullaire, peu développée, en est complétement dépourvue. Ici l'endoderme est nettement caractérisé par ses plissements.

Le péricycle est tantôt simple ou double en face des faisceaux ligneux et manque parfois en face des faisceaux libériens, de sorte qu'on voit des tubes criblés touchant l'endoderme.

Germination (1).

Dans de bonnes conditions, une graine de *Xanthochymus*

(1) Lubbock (*loc. cit.*, p. 233-234) décrit sommairement la germination de *Xanthochymus pictorius*, en nous donnant une figure représentant seulement la jeune tige avec les feuilles écailleuses et les deux premières feuilles sem-

pictorius germe au bout de dix à quinze jours. Les premiers signes de la germination se manifestent d'abord par la sortie de la radicule qui commence à s'allonger en se couchant vers le bas pour s'enfoncer dans la terre, puis au pôle opposé les petits cotylédons s'épanouissent, laissant sortir la gemmule. Aussitôt que la gemmule commence à pousser, on voit, à sa base, sortir une racine adventive destinée à prendre plus tard le rôle de racine principale.

Fig. 2. — Plantule de *Xanthochymus pictorius* montrant la radicule très grêle, la racine adventive très développée, et la jeune tige portant des premières feuilles écailleuses et une paire de feuilles normales.

La jeune tige pousse très vite et les premières feuilles qui prennent naissance sont écailleuses et très réduites.

Aussitôt que les deux premières feuilles semblables aux feuilles de l'arbre adulte ont apparu, la croissance et l'allongement de la jeune tige sont arrêtés, le sommet végétatif cessant pour quelque temps de fonctionner.

Pendant ce temps, la radicule continue à s'allonger, mais elle est vite dépassée en longueur et en épaisseur par la première racine adventive qui s'accroît et s'allonge rapidement.

La tigelle tuberculisée n'augmente pas de volume et ne s'allonge pas. Elle sert, par les substances de réserves accumulées, à nourrir la jeune plante pendant les premiers temps de

blables aux feuilles de l'arbre adulte. Goebel, dans son « Organographie der Pflanzen » (t. II, p. 462, 1900), décrit et figure l'embryon et la germination de *Xanthochymus pictorius*. D'autre part, Miers (*loc. cit.*, Pl. XXVI, fig. 34) figure, d'après Roxburgh, la germination d'un *Xanthochymus*.

son développement; une fois ces substances épuisées, elle tombe, se détachant de la plante et entraînant avec elle la première racine peu développée.

Radicule (Première racine). — Une coupe transversale menée au niveau où la coiffe est encore représentée par une ou deux assises de cellules montre, en dedans du reste de la coiffe, trois assises de cellules ne présentant pas de méats entre elles. Les cellules de ces trois assises contiennent des substances oléo-résineuses ; la plus externe est l'assise pilifère, dont les cellules sont les plus allongées radialement; l'assise sous-jacente est la plus sécrétrice. Cette assise a été bien décrite par M. Van Tieghem (1) sous le nom de *membrane oléifère*.

Tout le reste de l'écorce de cette jeune racine est formé de cellules arrondies dans l'écorce externe, allongées tangentiellement dans l'écorce interne.

Ces cellules de l'écorce sont disposées radialement et laissent entre elles des méats; il n'y a pas de canaux sécréteurs dans l'écorce, mais, par-ci par-là, ainsi que l'a déjà indiqué M. Van Tieghem, il y a des cellules sécrétrices isolées. Ces cellules sont remplies de produits de sécrétions.

L'écorce se termine par un endoderme encore dépourvu de plissements. Dans le cylindre central, on voit l'assise péricyclique qui est distincte de l'assise endodermique par l'alternance et par la taille plus grande de ses cellules ; par leur taille, les cellules péricycliques diffèrent aussi des autres assises du cylindre central.

On ne voit à ce niveau, dans ce cylindre central, que les premiers tubes criblés qui sont ici bien différenciés, c'est-à-dire dans leur phase de *différenciation maximum* ; c'est grâce à cette différenciation qu'on peut les reconnaître par la coloration à l'aide du brun Bismarck. Ces tubes criblés sont disposés par cinq groupes de deux ou de trois (fig. 31, Pl. X).

Ce n'est qu'à un niveau plus élevé de cette jeune racine qu'on voit apparaître les premiers vaisseaux, d'abord quatre faisceaux ligneux (Pl. X, fig. 32), le cinquième étant plus tardif. Pendant l'apparition du cinquième faisceau ligneux, on

(1) Ph. Van Tieghem, *Canaux sécréteurs des plantes*, premier mémoire (Ann. Sc. nat., 1872, p. 82).

voit dans les faisceaux libériens d'autres tubes criblés dans leur phase de différenciation maximum, les premiers tubes criblés ayant cessé de fonctionnner par suite de leur oblitération : en même temps, on voit, en dedans d'un faisceau libérien, (Pl. X, fig. 32), une cellule plus grande, à contenu granuleux avec un gros noyau et avec de très fines gouttelettes de substances oléorésineuses. Cette cellule commence à se diviser en deux, puis en quatre, et chacune de ces quatre cellules se divise encore en deux ; on a alors huit petites cellules. Les mêmes divisions ont lieu au-dessous et au-dessus de ce niveau ; il se différencie de la sorte des files de cellules qui s'écarteront pour former un canal sécréteur.

Il se forme ainsi un canal sécréteur en dedans de chaque faisceau libérien ; mais ces canaux ne se forment pas simultanément, les uns sont plus tardifs que les autres. Ces canaux n'ont donc pas une origine péricyclique comme ceux des Hypéricacées.

La membrane oléifère subit des modifications en se transformant en une assise subéreuse. En effet, les cellules qui la forment, commencent à présenter un aspect particulier ayant en général les faces interne et latérales subérifiées rappelant les cellules endodermiques d'une racine d'Iris (fig. 24, Pl. X).

A un niveau encore plus élevé, on voit qu'un faisceau libérien se divise en deux ; entre ces deux faisceaux libériens on voit apparaître un sixième faisceau ligneux.

Cette apparition graduelle des faisceaux ligneux est en rapport avec la taille de la racine.

De même que les faisceaux ligneux apparaissent graduellement dans la racine et pas tous à la fois, les canaux sécréteurs, eux aussi, apparaissent graduellement en dedans du liber. On trouve, en face de chaque faisceau libérien et en dedans, un canal sécréteur ; ce n'est qu'au moment où les formations secondaires commencent à se développer qu'on peut parfois trouver un nouveau canal sécréteur en face du liber primaire et à côté du canal déjà formé (fig. 36, Pl. X). Lors de la formation de ce nouveau canal sécréteur la région périmédullaire commence à se sclérifier.

Tigelle. — Pendant la germination et pendant toute la durée

de la vie de tigelle celle-ci ne s'accroît pas : par ses réserves, elle sert au développement de la plante.

La tigelle est bien différente de la radicule tant par sa morphologie externe que par sa morphologie interne. Mais, pour indiquer d'une manière précise la limite entre la radicule et la tigelle, c'est à la morphologie interne qu'il faut s'adresser.

En dehors du caractère fondamental, c'est-à-dire de la présence d'un épiderme dans la tigelle, l'appareil sécréteur fournit une distinction très nette, de grande valeur, entre la radicule et la tigelle. En effet, l'écorce de la tigelle est caractérisée par la présence de nombreux canaux sécréteurs, lesquels manquent dans l'écorce de la radicule ; ces canaux sécréteurs s'arrêtent à la base de la tigelle en s'oblitérant complètement.

Les cellules sécrétrices de chaque canal sécréteur s'hypertrophient, commencent à se diviser, puis remplissent totalement le canal sécréteur en formant ainsi des thylles ; à la fin, le canal sécréteur prend tout à fait l'aspect du parenchyme cortical qui l'entoure (Pl. 11, fig. 37 et 38).

En outre, les canaux sécréteurs, qui sont présents dans les faisceaux libériens de la radicule, manquent totalement dans les faisceaux libériens de la tigelle.

Il n'existe aucune limite nette entre la tigelle et la radicule quand on s'adresse à l'appareil conducteur.

L'appareil conducteur qui a une structure superposée sur les neuf dixièmes de la longueur de la tigelle a une disposition alterne vers la base au voisinage de la radicule.

En étudiant à l'aide de coupes transversales pratiquées à différents niveaux, la tigelle d'une plantule dans laquelle la radicule a atteint 40 millimètres, la gemmule étant bien développée avec une jeune tige de 10 millimètres et la racine adventive, future racine principale, s'étant montrée, on observe des structures qui méritent d'être notées.

Sur une coupe transversale pratiquée à la base, au niveau où les canaux sécréteurs sont oblitérés, on voit, dans le cylindre central (fig. 40, Pl. XI), les sept faisceaux libériens bien développés et en superposition sur le liber, le bois secondaire très bien formé ; on voit aussi quelques vaisseaux d'origine pri-

maire, qui n'ont pas encore disparu, avec leur position primitive alterne encore très manifeste.

Cette partie inférieure de la tigelle présente un autre intérêt au point de vue des formations secondaires, je veux parler des formations subéro-phellodermiques.

H. Douliot (1), dans ses recherches sur le périderme, en parlant de l'adulte du *Xanthochymus pictorius*, nous dit qu'il n'a pu observer de périderme : « Dans le *Xanthochymus pictorius* où la cuticule atteint une épaisseur double ou triple de la cavité cellulaire, je n'ai pu observer de périderme ; la subérification, au lieu de porter sur les cloisons successives, a porté sur une même membrane considérablement épaissie. »

Je ne sais si le périderme ne se montre pas chez l'adulte, mais il se forme toujours à la base de la tigelle, aussitôt que la germination a commencé.

Comme on peut voir sur les figures 38 et 39 (Pl. XI), ce périderme est d'origine sous-épidermique ; j'ai même observé parfois des cellules épidermiques donnant naissance à du périderme.

Cette origine épidermique ou sous-épidermique du périderme est un caractère constant chez les tigelles de toutes les Guttifères ; chaque fois que les formations subéro-phellodermiques prennent naissance dans les tigelles, toujours elles ont une origine corticale très superficielle.

La tigelle de *Xanthochymus pictorius* présente à la base une moelle très peu développée, mais au fur et à mesure qu'on monte dans la tigelle, cette région médullaire s'agrandit et en même temps on observe un écartement des faisceaux conducteurs (Pl. XI, fig. 41).

Les faisceaux conducteurs se séparent les uns des autres mais gardent toujours leur disposition en ellipse.

La région médullaire s'agrandit de plus en plus, par l'éloignement des faisceaux. La moelle présente le plus grand développement au milieu de la tigelle et, à ce niveau, la plupart des faisceaux conducteurs présentent une structure bicollatérale et même concentrique, structure qui se montre déjà à ce niveau dans l'embryon non germé (Pl. X, fig. 30). En effet, comme

(1) H. Douliot, *Recherches sur le périderme* (Ann. des Sc. nat., 1889, p. 338).

le parenchyme médullaire aussi bien que le parenchyme cortical est bourré de substances de réserve, on s'explique très bien l'apparition du liber du côté de la moelle, les tubes criblés ainsi formés jouant un rôle très actif dans le transport de tous ces matériaux de réserve qui servent au développement de la plante.

A partir de ce niveau, sur des coupes transversales menées en se rapprochant des cotylédons, on observe la diminution de la moelle ; les faisceaux conducteurs se serrant de plus en plus, ne présentent aucune trace de structure bicollatérale ou concentrique (Pl. XI, fig. 42).

On voit aussi des faisceaux conducteurs représentés seulement par du liber.

Plus haut encore, à la base des cotylédons, dans l'écorce les canaux sécréteurs réduisent leur diamètre de plus en plus ; dans le cylindre central la disposition superposée est toujours bien établie. Sur la figure 45 de la planche XII, on voit aussi comment se détache un cotylédon avec sa nervure très peu développée.

Comme on a vu plus haut, les deux cotylédons de *Xanthochymus* sont très réduits, écailleux, et, quand l'embryon n'a pas germé, ils gardent leur position imbriquée protégeant le sommet végétatif de la gemmule. Pendant la germination, ces cotylédons s'épanouissent, et si à ce moment on fait une coupe transversale vers la base d'un cotylédon, on voit qu'il a une forme hémi-ellipsoïdale. Ce cotylédon présente un épiderme dépourvu de stomates et un parenchyme homogène formé de cellules plus ou moins arrondies. On y voit aussi huit à dix canaux sécréteurs. Au milieu de ce parenchyme homogène, il y a un îlot de petites cellules avec un appareil conducteur peu différencié (fig. 46, Pl. XII).

Racine adventive (future racine principale de l'arbre). — On a vu plus haut comment cette racine se développe et comment au point de vue de la morphologie externe, elle diffère de la radicule ; en effet, cette première racine adventive a une très grande taille ; elle est au moins quatre fois plus grande que la radicule.

Au point de vue de la structure interne et surtout du mode

de développement de l'appareil conducteur et sécréteur, elle présente aussi quelques particularités.

Près du sommet de cette racine adventive, une coupe transversale à un niveau où la coiffe est encore représentée par deux assises de cellules montre dans le cylindre central une multitude de tubes criblés groupés en sept faisceaux.

Ces tubes criblés (fig. 43, Pl. XI) ont la forme losangique caractéristique, très peu ont la forme pentagonale ; ils ont leur membrane épaissie, étant ici dans leur phase de *différenciation maximum*.

A un niveau un peu plus élevé et en faisant des coupes en série, on assiste à l'apparition simultanée des faisceaux ligneux au nombre de sept, nombre qui restera constant sur toute la longueur où la structure primaire sera représentée (Pl. XI, fig. 44).

Il est intéressant de constater que, contrairement à ce qu'on observe dans la radicule, le bois à très rapidement une disposition intermédiaire ; il y a à peine deux à quatre vaisseaux, les premiers formés ayant une direction franchement centripète.

Plus haut encore, les formations secondaires libéroligneuses commencent à se montrer ; on trouve, en dedans des faisceaux libériens, des canaux sécréteurs au nombre de deux, trois et même quatre par faisceau libérien. Par suite de formation de tubes criblés secondaires, ces canaux sécréteurs se trouvent englobés dans le faisceau libérien. En général le nombre des canaux sécréteurs dans un faisceau libérien est en rapport avec la grandeur de ce dernier.

Le périderme est d'origine superficielle ; il se forme dans la première ou la deuxième assise en dedans de l'assise subéreuse.

Xanthochymus dulcis Roxb.

Le *Xanthochymus dulcis* Roxb. (*Garcinia dulcis* Kurz), dont j'ai étudié la variété *pyriformis* Boerl., a un embryon pyriforme, un peu plus petit que celui du *Xanthochymus pictorius* et en diffère un peu par la forme.

Au contraire, au point de vue de la structure, ces deux espèces sont extrêmement voisines.

La tigelle comprend un épiderme formé de petites cellules avec une cuticule très développée, et un parenchyme homogène, bourré d'amidon, formé de cellules polyédriques, à membrane épaissie, et présentant de petites ponctuations. Dans ce parenchyme on observe une vingtaine de faisceaux conducteurs distincts, disposés suivant un cercle, tout à fait semblables à ceux du *Xanthochymus pictorius* ; les canaux sécréteurs sont très nombreux et ont une très large lumière.

Sous-genre **EUGARCINIA**.

Comme *Garcinia* de la section *Mangostana*, j'ai eu des embryons et des germinations de *Garcinia tonkinensis* Vesque, *Garcinia porrecta* Wall., *Garcinia Benthami* Pierre, *Garcinia cornea* L. et *Garcinia celebica* L.

Pour la section *Rhinostigma*, j'ai eu à ma disposition une grande quantité de graines de *Garcinia sizygiifolia* Pierre.

Garcinia tonkinensis Vesque.

Le *Garcinia tonkinensis* Vesque (*Garcinia Balansæ* H. Bn) a un embryon ovoïde, allongé, mesurant environ 30 millimètres de longueur et 13 millimètres d'épaisseur. La radicule est extrêmement réduite, la tigelle, tuberculisée, forme presque tout l'embryon, les cotylédons sont réduits à de petites écailles imbriquées.

Dans la tigelle, l'épiderme est constitué par de petites cellules recouvertes d'une cuticule assez épaisse ; l'écorce est très développée, formée de cellules polyédriques à membranes un peu épaissies et pourvues de ponctuations. Ces cellules contiennent beaucoup de substances oléagineuses. Cette écorce contient en outre de nombreux canaux sécréteurs à très large lumière, bordés par des cellules sécrétrices à membranes très minces. L'endoderme, peu reconnaissable, ne présente pas de plissements. Le cylindre central comprend une quarantaine de faisceaux libériens disposés suivant un cercle et comptant chacun de un à cinq tubes criblés et autant de faisceaux ligneux superposés aux précédents et formés chacun par un

ou deux vaisseaux. Certains de ces faisceaux libéroligneux présentant seulement un seul vaisseau du bois ont déjà une assise génératrice extrêmement nette. Le parenchyme médullaire est tout à fait semblable au parenchyme cortical ; on y observe les mêmes cellules oléifères et les mêmes canaux sécréteurs.

En résumé, par la présence de nombreux canaux sécréteurs dans l'écorce et dans la moelle, cet embryon se rapproche de celui de *Xanthochymus*, tandis que par son appareil conducteur et ses réserves oléagineuses abondantes il se rapproche de celui des autres *Eugarcinia*. Les graines que j'ai reçues étaient dans l'alcool ; je n'ai donc pu en avoir de germination.

Garcinia porrecta Wall.

Embryon.

L'embryon de *Garcinia porrecta* est ovoïde, représenté par une tigelle très grosse, formant à elle seule presque tout l'embryon ; la radicule est extrêmement petite et les deux cotylédons sont réduits à deux petites écailles, imbriquées, protégeant le sommet de la gemmule comme dans l'embryon de *Xanthochymus*.

En général, l'embryon de *Garcinia porrecta* mesure 20 millimètres de longeur sur 10 à 12 millimètres de largeur.

Examinons une coupe transversale pratiquée au milieu de la tigelle d'embryon n'ayant pas encore germé, on observe la structure suivante :

Tout d'abord, l'épiderme est formé de petites cellules avec une cuticule assez épaisse. En dedans de cet épiderme, l'écorce montre d'abord quatre ou cinq assises de cellules polyédriques, allongées dans le sens radial, puis un parenchyme formé de cellules à peu près isodiamétriques, épaissies et présentant, au voisinage des cellules externes allongées, un ou deux cercles de canaux sécréteurs (Pl. XII, fig. 49). Ces canaux sécréteurs ont une lumière étroite et présentent, sur la coupe, sept à huit cellules sécrétrices ; ces cellules sécrétrices ont une membrane très mince, un contenu protoplasmique finement granuleux, dépourvu toujours d'amidon et présentant de nombreuses et très fines gouttelettes de substances oléagineuses. Le noyau de chacune des cellules sécrétrices est assez gros.

Le cylindre central comprend un cercle de 20 à 28 faisceaux conducteurs, représentés soit par des faisceaux libériens seulement, soit par des faisceaux libéroligneux à bois superposé, soit même par des faisceaux où la structure bicollatérale ou concentrique commence à se montrer : dans ce cas, il se forme tout autour du bois une assise génératrice continue donnant du liber et quelques rares vaisseaux de bois. En dehors, et seulement en face de chaque faisceau conducteur, on voit très nettement une assise de cellules à contenu amylacé, ayant leurs parois latérales pourvues des épaississements caractéristiques de l'endoderme (Pl. XII, fig. 50).

Cette assise endodermique sert de protection au liber qui se trouve immédiatement en-dessous, l'assise péricyclique faisant totalement défaut.

Une coupe transversale menée vers la base de la tigelle nous montre la même disposition des canaux sécréteurs, mais les faisceaux conducteurs sont plus serrés et les cellules à parois latérales plissées forment tout autour une assise continue.

La région corticale de l'embryon est abondamment pourvue d'oxalate de calcium qui se présente dans la profondeur de l'écorce, près du cercle de faisceaux conducteurs sous la forme de petites mâcles, et vers la périphérie, au voisinage de canaux sécréteurs sous la forme de gros sphérocristaux.

Germination.

Le mode de germination est semblable à celui du *Xanthochymus pictorius* et comme dans cette espèce, la tigelle joue un rôle nutritif dans le développement de la plante.

Cette tigelle ne s'accroît pas, elle conserve la même forme et les mêmes dimensions jusqu'à sa mort, c'est-à-dire jusqu'à l'épuisement de ses réserves.

A un âge où la plantule présente sa tigelle avec une radicule assez allongée, une racine adventive (future racine principale de l'arbre) très développée et une jeune tige avec ses deux premières feuilles ; une coupe transversale pratiquée au milieu de cette tigelle montre, comme dans le *Xanthochymus*, un grand développement du liber et une tendance, dans un assez grand

nombre de faisceaux conducteurs, à la structure concentrique. De plus, on observe un périderme bien développé d'origine épidermique ou superficielle.

La radicule ne possède pas de canaux sécréteurs dans l'écorce. Dans le cylindre central, l'appareil conducteur est représenté par 4 ou 5 faisceaux libériens et, alternant avec eux, par 4 ou 5 faisceaux ligneux. Le nombre de faisceaux libériens et ligneux est un peu en rapport avec la grosseur de la racine : une racine grêle aura 4 faisceaux, tandis qu'une autre ayant un diamètre plus grand en aura 5.

Les faisceaux libériens de cette radicule sont totalement dépourvus de canaux sécréteurs.

La racine adventive ne présente rien de particulier, sauf le nombre plus grand de faisceaux libériens et ligneux.

Garcinia cornea L.

L'embryon et la plantule présentent au point de vue de la morphologie externe et interne les mêmes caractères que *Garcinia porrecta* Wall.

Dans une germination, j'ai observé seulement une radicule un peu aplatie, et, ayant fait une coupe transversale, j'ai constaté la présence de 3 cylindres centraux, dont un très petit et deux plus grands et d'égale dimension (Pl. XI, fig. 51).

Garcinia Benthami Pierre.

L'embryon de *Garcinia Benthami* est aplati, représenté, comme chez toutes les Garciniées par une tigelle tuberculisée, une radicule très réduite et des cotylédons écailleux et minuscules. L'embryon mesure en général 20 à 25 millimètres de longueur, 10 à 15 millimètres de largeur et 7 à 9 millimètres d'épaisseur.

L'embryon est bourré de substances oléagineuses, solides, tout à fait comme celui du *Garcinia porrecta* et, comme dans celui-ci, la région corticale possède des canaux sécréteurs disposés sous la deuxième ou troisième assise sous-épidermique. Ces canaux sécréteurs, de la même taille que les canaux sécré-

teurs de la tigelle de *Garcinia porrecta*, sont disposés sur un seul cercle.

Sur une coupe transversale faite au milieu de la tigelle, on voit une vingtaine de faisceaux conducteurs disposés isolément ; mais, à la base de la tigelle, leur nombre est plus réduit. Ces faisceaux sont très serrés et l'assise endodermique qu'on ne pouvait pas distinguer au milieu de la tigelle, s'observe ici très bien avec les plissements caractéristiques. On trouve, comme dans la tigelle de *Xanthochymus*, une structure alterne à la base de cette tigelle.

Le mode de germination est pareil à celui de *Xanthochymus*.

L'écorce de la radicule ainsi que celle de la racine adventive qui formera plus tard la racine principale de l'arbre) sont dépourvues de canaux sécréteurs. Mais s'il n'y a pas de canaux sécréteurs dans l'écorce, il y a des cellules sécrétrices. Celles-ci sont représentées par les cellules de l'assise subéreuse ; toutes ces cellules contiennent des substances de couleur jaune et de nature oléo-résineuse. Cette assise subéreuse sécrétrice est la *membrane oléifère*, décrite pour la première fois par M. Van Tieghem (1).

L'écorce est limitée par une assise endodermique avec des plissements caractéristiques.

Le péricycle est simple et continu ; on peut pourtant voir quelquefois des tubes criblés directement appliqués sur l'endoderme.

Dans la radicule, le nombre de faisceaux libériens est en général de six à sept et, alternant avec eux, autant de faisceaux ligneux. Dans la racine adventive, il y a un nombre double de faisceaux. Ni dans la radicule, ni dans la racine adventive, je n'ai pu constater la présence de canaux sécréteurs dans le liber.

Dans la radicule et dans la racine adventive la région médullaire se sclérifie à la périphérie.

Garcinia celebica L.

Cette espèce ressemble au *Garcinia Benthami* Pierre, au point de vue de la morphologie interne et externe de l'embryon et de la plantule.

(1) *Loc. cit.*

Garcinia sizygiifolia Pierre.

EMBRYON.

L'embryon est représenté par une tigelle très aplatie, par une radicule extrêmement petite et par des cotylédons réduits à de petites écailles, imbriquées, protégeant le sommet de la gemmule.

Cet embryon mesure d'habitude 15 à 18 millimètres de longueur, 10 millimètres de largeur et 2 à 3 millimètres d'épaisseur.

Une coupe transversale pratiquée au milieu de l'embryon non germé nous montre une écorce très développée et un cylindre central très réduit (Pl. XII, fig. 52 et 53).

L'écorce est limitée à l'extérieur par un épiderme formé de petites cellules présentant une cuticule très mince. La région corticale est formée par des cellules polyédriques à membrane épaissie.

Toutes les cellules corticales sont bourrées de substances oléagineuses solidifiées et cristallisées, formant des paquets de longues et fines aiguilles (Fig. 54, Pl. XIII). L'acide osmique, l'orcanette ou le Soudan III nous indiquent la nature graisseuse de ces cristallisations qui se dissolvent dans la benzine et l'éther sans laisser aucun résidu.

Dans les cellules corticales on trouve aussi des grains d'amidon en assez grande quantité ; ceux-ci sont particulièrement abondants, dans les cellules endodermiques.

Le cylindre central est très réduit par rapport à l'écorce ; il est limité par une assise péricyclique.

L'appareil conducteur est représenté par trois faisceaux libériens et par trois faisceaux ligneux, le bois étant superposé au liber.

Il est intéressant de noter dans les faisceaux libériens la courte période de fonctionnement des tubes criblés ; ceux-ci, en effet, par l'épaississement inégal de leur paroi à l'intérieur du tube, réduisent de plus en plus leur cavité, qui prend tout d'abord un aspect étoilé et finit par être complètement oblitérée. A ce moment, d'autres tubes criblés se forment qui remplaceront les premiers (Pl. XIII, fig. 53).

La région médullaire est représentée par quelques cellules, bourrée aussi de substances grasses.

L'appareil sécréteur n'est différencié ni dans l'écorce ni dans le cylindre central ; pourtant, il y a une sécrétion très active qui s'opère de la même façon que dans l'embryon de *Pentadesma butyracea*. Dans chaque cellule, soit de l'écorce, soit de la moelle, on constate, en outre du corps gras cristallisé, une mince couche de nature oléo-résineuse, appliquée contre la membrane, représentant ainsi le produit de sécrétion de la cellule.

M. E. Heckel (1) a constaté aussi l'absence de canaux sécréteurs dans les embryons de *Garcinia indica* Choisy, *Garcinia cochinchinensis* Choisy et *Garcinia pictoria* Roxb. Il a trouvé dans ces embryons des cellules sécrétrices et pense que pendant la période germinative les canaux sécréteurs ne se forment pas dans les plantules.

On verra comment l'embryon de *Garcinia sizygiifolia*, qui est dépourvu de canaux sécréteurs tant qu'il n'a pas germé, commence à en posséder vers la partie supérieure de sa tigelle aussitôt que la gemmule est sortie et que la radicule a commencé à se développer.

Germination.

Le mode de germination est semblable à celui de *Xanthochymus*. On voit d'abord la radicule qui pousse très vite, donnant naissance aussitôt à des radicelles. La tigelle ne s'accroît pas, mais la gemmule s'allonge rapidement et les premières feuilles sont réduites à des écailles comme chez *Xanthochymus*.

Une racine adventive naîtra sur la jeune tige à sa base et c'est cette racine adventive qui prendra plus tard le rôle de racine principale.

La tigelle, une fois ses réserves épuisées, finira par se détacher de la plante, entraînant ainsi avec elle la première racine.

Je vais décrire la structure de la radicule, puis la structure de la racine adventive qui prendra plus tard le rôle de racine principale.

(1) *C. R. Acad. des Sc.*, t. CXXIX, 1899, p. 508.

Radicule. — Une coupe transversale (Pl. XII, fig. 55), menée dans la radicule à 6 millimètres du sommet, nous montre une écorce bien développée avec une assise pilifère dépourvue de poils absorbants, une assise subéreuse dont les membranes cellulaires sont déjà subérifiées, puis cinq assises de cellules arrondies, laissant entre elles des méats assez grands et enfin une dernière assise, l'assise endodermique avec ses plissements caractéristiques.

Le cylindre central est limité par un péricycle simple, et possède trois groupes de tubes criblés formant trois faisceaux libériens et, alternant avec eux, trois faisceaux ligneux. La moelle n'a rien de particulier, elle est formée de cellules polyédriques.

Il n'y a de canaux sécréteurs ni dans l'écorce ni dans le cylindre central.

Racine adventive. — Cette première racine qui prendra le rôle de racine principale, est différente de la radicule non seulement par sa taille plus grande, mais aussi par sa structure interne.

En effet, dans le cylindre central, on voit six faisceaux libériens alternant avec six faisceaux ligneux.

L'écorce est semblable à celle de la radicule, sauf qu'elle est plus développée étant donnée la taille plus grande de cette première racine adventive.

Tigelle. — A un stade de développement assez avancé, lorsque la jeune plante a sa première racine adventive bien développée, lorsque la tige a donné naissance aux deux premières feuilles semblables comme forme aux feuilles de l'arbre adulte, une coupe transversale menée au milieu de la tigelle nous fait assister à la formation d'un périderme d'origine épidermique et au début de la disparition des matières de réserve, amidon et substances grasses.

A ce stade, dans le cylindre central, les formations secondaires libéro-ligneuses sont à leur maximum de développement et la moelle est entièrement sclérifiée.

Cette tigelle, vers sa partie supérieure, commence à présenter, dans son écorce, un cercle de canaux sécréteurs, schizogènes et situés d'habitude sous la deuxième assise sous-épidermique

(Pl. XIII, fig. 56). Dans cette région supérieure la moelle n'est pas sclérifiée, mais le cercle continu de bois est bien représenté.

TROISIÈME TYPE

Ce troisième type d'embryon de Guttifères caractérise la tribu des Calophyllées.

J'ai vainement cherché à me procurer des graines de *Kielmeyera*, *Caraipa*, *Haploclathra*, *Marila* et *Mahurea* dont l'étude aurait été intéressante, car ces genres, considérés autrefois comme des Ternstrœmiacées, ont été rattachés aux Clusiacées (tribu des Calophyllées) par M. Van Tieghem d'abord, et plus tard par M. Engler qui en fait une tribu distincte, la tribu des *Kielmeyeroïdées*.

J'ai pu étudier les genres *Calophyllum* L., *Mesua* L., *Mammea* L. et *Ochrocarpus* Dupetit-Thouars. Ce dernier genre doit en effet rentrer dans la tribu des Calophyllées ainsi que l'ont admis M. Van Tieghem et M. Engler et non dans celle des Garciniées où Vesque l'avait placé.

Ce troisième type est caractérisé par la réduction de la tigelle et le grand développement des cotylédons, dans lesquels s'accumulent les matières de réserve, alors que dans le dernier et le second type ces matières de réserve se trouvaient dans la tigelle, les cotylédons restant très réduits.

Dans ce troisième type d'embryon, comme dans le premier type, la racine principale de l'arbre provient du développement de la radicule et non de celui de la première racine adventive comme dans le deuxième type.

Calophyllum Calaba Jacq.

Embryon.

L'embryon est sphérique et mesure en général 13 à 18 millimètres de diamètre. La tigelle est très réduite et porte deux énormes cotylédons tuberculeux, hémisphériques. Les cotylédons sont accolés sur toute leur longueur, sauf vers leur base où ils ménagent un petit espace libre vers le sommet de la gemmule.

Tout l'embryon est percé d'une multitude de canaux sécré-

teurs, souvent ramifiés et contenant un produit de sécrétion jaune clair, semi-fluide et opaque. Le parenchyme est rempli dans toute son étendue de substances oléagineuses et de nombreux grains d'amidon très petits, uniformément répartis dans toutes les cellules ; les grains d'amidon sont surtout très abondants dans la moitié inférieure de chaque cotylédon. L'embryon est donc à la fois oléagineux et amylacé. M. Van Tieghem (1), qui a étudié cet embryon au point de vue de l'appareil sécréteur, le considère comme simplement oléagineux par opposition à celui de *Mammea* qui est amylacé.

Une coupe axiale longitudinale nous montre l'embryon entouré complètement par un épiderme. Cet épiderme ne subit aucune division tangentielle vers le sommet de la radicule ; la radicule est d'origine profonde et se trouve séparée de l'épiderme général par une couche de cellules parenchymateuses semblables aux cellules de la base des cotylédons. On verra plus loin, dans la radicule de *Mammea americana*, la même disposition.

Les canaux sécréteurs sont très développés ; on les observe tout près des initiales de l'écorce, comme on l'a déjà vu dans la radicule de *Clusia* ; on peut les suivre à travers la tigelle et jusque dans les cotylédons où ils peuvent se ramifier dans toutes les directions.

Les cellules sécrétrices des canaux sécréteurs ont une membrane mince ; elles ne contiennent jamais de grains d'amidon, mais, en revanche, beaucoup de fines gouttelettes oléagineuses se trouvent dans leur protoplasma finement granuleux.

L'appareil conducteur est très bien développé dans les cotylédons et beaucoup moins dans la très courte tigelle et à peine ébauché dans la radicule.

Dans chaque cotylédon, les nervures sont irrégulièrement disposées dans le parenchyme et les faisceaux qui constituent ces nervures ont presque tous une structure concentrique (fig. 62, Pl. XIV).

Germination.

Les nombreuses graines de *Calophyllum Calaba* que j'ai eues à ma disposition proviennent de la Guadeloupe,

(1) *Loc. cit.*, second mémoire, p. 41.

La durée de leur germination a été de trois semaines.

Les premiers signes de la germination d'une graine de *Calophyllum* se manifestent par une fente qui se fait dans le tégument, dans la région du micropyle. La radicule sort par cette fente et, en se courbant vers le bas, elle s'allonge assez vite.

En même temps, à la base de chaque cotylédon hypogé, les cellules se divisent rapidement, formant ainsi les pétioles cotylédonaires.

Ces pétioles cotylédonaires sortent du tégument de la graine en élargissant la fente de germination, et s'écartent un peu, laissant un espace par où passera la gemmule.

La jeune tige commence à pousser quand la radicule est déjà bien développée (10 centimètres de long environ) et a donné naissance à de nombreuses radicelles.

Fig. 3. — Plantule de *Calophyllum Calaba*. — Le tégument de la graine a été enlevé pour faire voir les deux cotylédons. On distingue les pétioles cotylédonaires, la tigelle très courte et la gemmule sortant à la base des deux pétioles cotylédonaires.

Pendant ce temps, les cotylédons continuent à rester enfermés dans le tégument de la graine, sauf les pétioles cotylédonaires qui sortent et qui, n'étant plus protégés, développent un périderme d'origine sous-épidermiques (Pl. 14, fig. 60) dans lequel on observe de nombreuses lenticelles.

Les deux cotylédons, une fois leurs réserves nutritives épuisées, finiront par tomber.

Radicule. — Dans son « Premier mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes » M. Van Tieghem étudie le premier la racine de *Calophyllum Calaba* au point de vue de la disposition des canaux sécréteurs. Dans son Traité de Botanique (deuxième édition) le même auteur nous décrit l'assise subéreuse (1) de cette racine en donnant une figure ; il y donne aussi des ren-

(1) Ph. Van Tieghem, *Canaux sécréteurs des plantes*, premier mémoire (Ann. Sc. nat., 5e série, t. XVI, 1872).

seignements avec figure sur le début du périderme (1) d'origine toujours péricyclique.

Prenons une plantule qui a une jeune tige developpée de 20 millimètres et une radicule (racine principale) de 10 centimètres et faisons dans cette racine des coupes en série en partant du sommet végétatif pour arriver à la tigelle.

Une coupe transversale menée tout près du sommet végétatif nous montre une écorce bien formée et un cylindre central différencié et limité par une assise péricyclique très nette.

La coiffe est encore représentée par trois assises de cellules. L'écorce présente deux régions, une externe et une interne; l'écorce externe est constituée par des cellules de forme polygonale, laissant de petits méats entre elles; l'écorce interne est constituée par des cellules aplaties dans le sens tangentiel et disposées en séries radiales, très règulières, laissant entre elles des méats assez grands; elle est limitée par un endoderme n'ayant pas encore de plissements.

Tant dans l'écorce externe que dans l'écorce interne, on voit des canaux sécréteurs, très jeunes, ayant une toute petite cavité.

Le cylindre central est limité par un péricycle simple, reconnaissable par l'alternance de ses cellules avec celles de l'assise endodermique. Dans ce cylindre central, au contact de l'assise péricyclique, on observe les cellules mères de premiers tubes criblés; c'est la seule différenciation qu'on puisse observer à ce niveau.

Un peu plus haut, on voit dans l'écorce les canaux sécréteurs agrandissant leurs cavités et, dans le cylindre central, on observe les premiers tubes criblés formés et disposés par groupes, constituant autant de faisceaux libériens. Le nombre des faisceaux libériens est variable, il oscille entre huit et dix.

Dans chaque faisceau il y a trois ou quatre tubes criblés de forme losangique caractéristique, très peu de forme pentagonale. La différence de forme des tubes criblés tient à leur mode de développement comme M. G. Chauveaud (2) l'a montré dans ses recherches sur le mode de formation des tubes criblés.

(1) Ph. Van Tieghem, *Traité de Botanique*, 2e édition, p. 678, 719.
(2) *Loc. cit.*.

Si on continue la série des coupes, on assiste à un niveau plus élevé à l'apparition de nouveaux tubes criblés; plus haut, on observe le début de la formation des faisceaux ligneux se différenciant entre les faisceaux libériens déjà très développés. Plus haut encore, les formations secondaires libéroligneuses commencent à se montrer. L'assise subéreuse présente sur les parois latérales de ses cellules des plissements analogues aux plissements des cellules de l'endoderme. Les canaux sécréteurs ont une lumière de plus en plus large et se divisent souvent en deux, trois, plus rarement quatre (Pl. XIX, fig. 58).

En se rapprochant de la base de la racine on observe, quand les formations secondaires libéroligneuses sont bien developpées, le début de la formation du périderme caractérisé par la division tangentielle des cellules péricycliques situées en face du liber primaire; à ce stade, le périderme est donc fractionné (Pl. XIX, fig. 61). C'est à un niveau encore plus élevé que le périderme est continu, toutes les cellules péricycliques sont alors en division tangentielle; et en même temps, les cellules endodermiques se divisent radialement.

Lorsque les formations subéro-phellodermiques commencent à se développer, on voit apparaître des canaux sécréteurs dans le liber secondaire.

Enfin, une dernière coupe pratiquée près de la jeune tige montre dans la moelle quelques canaux sécréteurs de petite taille.

C'est en faisant une série de coupes dans la région où commencent à se différencier les vaisseaux du bois que j'ai observé dans une radicule de *Calophyllum Calaba* une anomalie intéressante.

Dans cette racine, la moelle présentait, sur une longueur d'environ 10 millimètres, un petit cordon différencié.

Des coupes successives partant de la région apicale, font voir que ce petit cordon se manifeste tout d'abord par un îlot de cellules de parenchyme, beaucoup plus petites que les cellules de la moelle et de contour polygonal. Dans cet îlot parenchymateux se différencient en premier lieu (Pl. XV, fig. 69) trois ou quatre groupes de tubes criblés disposés suivant un arc à concavité tournée du côté du centre de la racine; puis, en dehors de ces tubes criblés, se différencient trois groupes de

vaisseaux à parois lignifiées, non superposés aux précédents et disposés aussi suivant un arc de cercle concentrique à l'arc de tubes criblés. Les tubes criblés qui ont apparu plus près du sommet que les vaisseaux disparaissent les premiers.

La même racine, dans des coupes transversales pratiquées dans une région plus élevée où la structure primaire était bien établie et où les formations secondaires libéroligneuses commençaient à se montrer, m'a fait voir une autre particularité : dans la moelle, se différencient un petit nombre de canaux sécréteurs, d'abord deux puis un troisième, puis plus haut un quatrième (Pl. XIV, fig. 59) ; de plus, les faisceaux libériens et ligneux sont beaucoup plus nombreux que dans une racine normale et le bois y affecte immédiatement une disposition tangentielle.

En résumé, dans la racine principale d'une plantule de *Calophyllum Calaba*, les canaux sécréteurs se différencient dans l'écorce de très bonne heure, tout près des initiales ; beaucoup plus tard, on en voit apparaître dans le liber secondaire et enfin plus tard encore dans la moelle où ils sont de petite dimension ; on verra plus loin que la racine de *Mammea americana* présente exactement la même disposition.

Nœud cotylédonaire. — Dès que la coupe transversale atteint le nœud cotylédonaire les canaux sécréteurs sont nettement différenciés dans la moelle, à condition toutefois de s'adresser à une plantule suffisamment âgée, car j'ai constaté, sur un échantillon plus jeune que la plantule normale dont je viens de décrire la racine, l'absence de ces canaux sécréteurs médullaires ; cette coupe transversale montre l'ébauche des deux pétioles cotylédonaires, avec les faisceaux conducteurs groupés suivant un arc correspondant à chacun de ces pétioles.

La structure de ces faisceaux conducteurs est secondaire et, sur la coupe, on voit partout les traces d'une multitude d'éléments libériens et d'éléments vasculaires qui ont disparu.

Entre les deux groupes de faisceaux conducteurs appartenant aux deux cotylédons, on voit quelques vaisseaux et quelques tubes criblés, formant les faisceaux libéroligneux caulinaires.

Il y a de nombreux canaux sécréteurs corticaux; vers l'extérieur, on rencontre une couche de liège très développée et,

sur beaucoup de points, des lenticelles assez grandes et bien constituées.

Les canaux sécréteurs médullaires existent seulement dans la jeune tige alors qu'ils ne sont pas encore développés dans la tigelle. En effet, si on fait une coupe transversale à la base d'une tige d'à peine un demi-centimètre, donc à un niveau immédiatement supérieur au nœud cotylédonaire, on constate la présence de canaux sécréteurs médullaires d'origine toujours schizogène.

Cotylédons. — Les cotylédons ont la même structure que ceux de l'embryon non germé, toutefois les substances de réserve ont beaucoup diminué. Les pétioles cotylédonaires sont recouvertes, comme la tigelle, d'un périderme d'origine superficielle et présentant de nombreuses lenticelles (fig. 63, Pl. XIV).

Mesua ferrea L.

Embryon.

L'embryon de *Mesua ferrea* a la forme d'une amande; il est convexe d'un côté, et mesure en général 18 à 22 millimètres de longueur, 6 à 10 millimètres de largeur et 7 à 12 millimètres d'épaisseur.

La radicule est très petite et la tigelle, extrêmement réduite, porte deux grands cotylédons charnus, qui forment à eux deux presque tout l'embryon.

La structure de la radicule ne présente rien de particulier.

Les canaux sécréteurs prennent naissance dans l'écorce tout près des initiales, comme dans le genre *Calophyllum*; ils se continuent à travers la courte tigelle et se prolongent dans les cotylédons où ils peuvent se ramifier.

Les nombreuses poches sécrétrices, ovoïdes, plus ou moins allongées, qu'on trouve dans les cotylédons, sont pour ainsi dire des canaux sécréteurs fragmentés et émiettés.

Un cotylédon non germé montre, sous un épiderme formé de petites cellules recouvertes d'une cuticule assez mince, un parenchyme homogène constitué par des cellules isodiamétriques, remplies de substances oléagineuses et de nombreux petits grains d'amidon. Ce parenchyme est percé de nombreux canaux

sécréteurs et de nombreuses poches sécrétrices plus ou moins allongées. La plupart des faisceaux qui forment les nervures ont une structure concentrique tout à fait semblable à celle des faisceaux cotylédonaires du *Calophyllum Calaba*.

Dans le parenchyme cotylédonaire, on trouve de nombreux cristaux et mâcles d'oxalate de calcium, disposés surtout vers la périphérie.

Germination (1).

Quand la graine germe, on voit d'abord le tégument se déchirer par des fentes rayonnantes autour du micropyle, permettant ainsi la sortie de la radicule; en même temps, les pétioles cotylédonaires s'allongent, en s'écartant par leur base, et laissent ainsi libre passage à la gemmule.

Les cotylédons restent enfermés dans le tégument de la graine et serviront par leurs réserves à nourrir la plantule; une fois leur rôle terminé, ils tombent entraînant aussi le tégument.

Radicule. — Une coupe transversale menée tout à fait au sommet, au niveau où la coiffe est encore représentée par deux ou trois assises de cellules, montre une écorce déjà bien développée, formée de cellules isodiamétriques et présentant des méats entre elles; cette écorce contient des canaux sécréteurs différenciés et disposés suivant deux cercles; chaque canal sécréteur se montre formé de huit à douze sécrétrices; l'endoderme ne présente pas de plissements.

Le cylindre central est limité par un péricycle qui est simple, mais parfois dédoublé en face d'un groupe de tubes criblés. Ce péricycle se distingue très bien de l'endoderme, par la taille et par l'alternance de ses cellules.

Dans ce cylindre central on trouve, immédiatement sous le péricycle, quatre groupes de 7 à 10 tubes criblés. Ces tubes criblés ont la forme losangique caractéristique, quelques-uns ont la forme pentagonale.

(1) Les graines de *Mesua ferrea* que j'ai eues provenaient du Jardin Botanique de Buitenzorg. Toutes les graines, sauf trois, avaient germé en route et se trouvaient à divers stades de germination. — Voy. aussi John Lubbock (*loc. cit.*, p. 235-236), qui décrit cette germination.

Le bois n'est pas encore différencié et la région médullaire est formée par des cellules polyédriques ne laissant pas de méats entre elles ; les canaux sécréteurs manquent. Une série de coupes pratiquées à des niveaux de plus en plus éloignés du sommet de la racine montre d'abord quatre faisceaux ligneux, se différenciant simultanément ; plus haut un cinquième apparaît après la division d'un des faisceaux libériens ; plus haut encore à la suite de la division d'un ou deux autres faisceaux libériens, il apparaît un ou deux nouveaux faisceaux ligneux. On a ainsi dans cette racine avant l'apparition des formations secondaires sept faisceaux libériens et sept faisceaux ligneux. Ce mode de développement de faisceaux conducteurs est tout à fait pareil à celui décrit pour la radicule de *Xanthochymus pictorius*.

Après l'apparition du septième faisceau ligneux, et dans une région encore plus élevée, on observe le début des formations secondaires : le bois devient superposé au liber et, en dedans du liber, se forment des canaux sécréteurs. Une série longitudinale de cellules provenant de l'assise génératrice, au lieu de donner naissance à du liber secondaire, s'agrandit et par des divisions successives donne naissance à un canal sécréteur. Dans une racine âgée, le périderme se montre d'origine péricyclique tout à fait comme dans une racine de *Calophyllum Calaba*.

En résumé, la radicule du *Mesua ferrea* présente beaucoup de ressemblance avec le radicule *Calophyllum Calaba*.

Tigelle. — La tigelle présente un périderme d'origine superficielle ; l'appareil conducteur a une disposition superposée, la moelle possède un canal sécréteur plus ou moins axial.

Cotylédons âgés. — Les cotylédons âgés du *Mesua ferrea* présentent la même structure qu'avant la germination. Les substances de réserve ont seulement diminué et le liber a pris un développement beaucoup plus considérable.

Mammea americana L.

Embryon.

Le *Mammea americana*, unique espèce du genre, possède un embryon de très grande taille, de forme ovoïde, souvent légèrement convexe d'un côté et concave de l'autre, mesurant en

général jusqu'à 7 centimètres de longueur, 4 à 5 centimètres de largeur et 3 à 4 centimètres d'épaisseur.

La radicule est très petite, proéminente sous forme d'un petit mamelon. La tigelle, extrêmement courte, porte deux énormes cotylédons très épais et adhérents, généralement de taille un peu inégale. Cet embryon est très voisin comme structure de celui de *Calophyllum Calaba*.

Une coupe axiale longitudinale montre qu'il est entouré d'un épiderme continu formé de petites cellules recouvertes d'une cuticule assez développée.

Cet épiderme en face de la radicule n'est pas divisé tangentiellement et, entre la coiffe et l'épiderme, il y a une couche de cellules parenchymateuses semblables aux cellules de la base des cotylédons (Pl. XV, fig. 65) ; la radicule a donc ici une origine profonde ; il serait intéressant à ce sujet d'étudier le développement de l'embryon. Peut-être ce tissu parenchymateux tire-t-il son origine du suspenseur. Le parenchyme cotylédonaire est formé de cellules polyédriques plus ou moins arrondies. La membrane de ces cellules présente des épaississements inégaux. Le parenchyme est complètement bourré de grains d'amidon de grande taille.

L'appareil sécréteur présente la même disposition que dans l'embryon de *Calophyllum* ou que dans celui de *Mesua*.

Les canaux sécréteurs se différencient au voisinage des initiales de l'écorce de la radicule ; on peut les suivre dans la très courte tigelle et dans les cotylédons ; les poches sécrétrices sont seulement ici plus nombreuses et plus grandes. Les cellules sécrétrices des canaux et des poches sont très aplaties, le protoplasma est finement granuleux avec de très petites gouttelettes de substances oléagineuses, gouttelettes qu'on trouve d'ailleurs dans la cavité du canal ou de la poche sécrétrice.

L'appareil conducteur, seulement ébauché dans la radicule, un peu différencié dans la tigelle, présente un grand développement dans les cotylédons où il n'y a que des éléments conducteurs secondaires, les primaires ayant disparu. On voit donc ici combien est manifeste cette *accélération basifuge* (1) dans le développement de l'appareil conducteur.

En examinant une coupe transversale faite vers la base du

(1) Chauveaud (*Bull. Soc. Bot. France*, t. LIII, p. 374, 1906).

cotylédon, on constate la présence d'un petit nombre de faisceaux libéroligneux correspondant aux nervures et disposés suivant un arc. Ces faisceaux ont tous une structure superposée.

En s'élevant dans le cotylédon, ces faisceaux se ramifient de sorte que vers le milieu du cotylédon on trouve des faisceaux épars dans tout le parenchyme ; la plupart de ces faisceaux ont une structure concentrique comme ceux du *Calophyllum Calaba*.

Fig. 4. — Plantule de *Mammea americana*. — Le tégument de la graine a été enlevé ; on distingue les deux cotylédons dont un est plus petit que l'autre, les pétioles cotylédonaires très courts, la tigelle très réduite et la jeune tige dont les premières feuilles sont écailleuses.

Germination.

Les graines de *Mammea americana* que j'ai eues à ma disposition proviennent de la Guadeloupe ; elles ont germé au bout de vingt à trente jours. La radicule sort par une déchirure qui se fait dans la région micropylaire.

D'habitude, une fois la radicule longue de 10 centimètres, les cotylédons commencent à s'écarter un peu par leur base, laissant passage à la gemmule qui seule s'allonge verticalement vers le haut, en poussant assez vite. En somme, le mode de germination de *Mammea* est tout à fait semblable à celui de *Calophyllum* ; comme dans le *Calophyllum*, la tigelle est presque nulle et les cotylédons ne subissent aucun accroissement. Une seule remarque est à faire ici, c'est que les pétioles cotylédonaires sont extrêmement court. Les cotylédons restent aussi enfermés dans le tégument de la graine et restent attachés à la plantule jusqu'au complet épuisement de leurs réserves.

Racine. — M. Van Tieghem (1), en 1872, a étudié au point de vue de l'appareil sécréteur la racine de *Mammea americana*. Plus tard, en 1887, Mlle Leblois (2) donne des renseignements sur la naissance d'un canal sécréteur dans cette racine. Comme dans les racines du *Calophyllum Calaba* et de *Mesua ferra* les canaux sécréteurs corticaux se différencient avant même l'apparition des premiers tubes criblés ; mais ce n'est qu'au moment où les premiers tubes criblés primaires apparaissent et au niveau où ces tubes criblés se trouvent dans leur phase de différenciation maximum que chaque canal sécréteur a une large lumière.

C'est à un niveau où la coiffe n'est pas encore complètement exfoliée et présente une assise de cellules que dans le cylindre central apparaissent les premiers tubes criblés. A ce niveau, sur une coupe transversale, on remarque une écorce formée de cellules polyédriques plus ou moins arrondies vers la région externe et aplaties dans la région interne ; toutes ces cellules ménagent des méats entre elles.

Les canaux sécréteurs sont disposés suivant deux ou même trois cercles.

L'endoderme ne présente sur les parois de ses cellules aucun épaississement.

Le cylindre central est limité par un péricycle formé d'une seule assise, les premiers tubes criblés sont disposés suivant 8 à 10 groupes formant ainsi huit à dix faisceaux libériens. Dans chaque faisceau, il y a de trois à cinq tubes criblés, de forme losangique ou pentagonale.

Sur des coupes transversales pratiquées de plus en plus loin du sommet de la radicule, on observe d'abord l'apparition de huit à dix faisceaux ligneux entre les faisceaux libériens, puis, à un niveau plus élevé, l'apparition des formations secondaires libéroligneuses et en même temps, dans le liber, l'apparition de canaux sécréteurs d'origine secondaire.

A ce niveau, et plus près des cotylédons, j'ai observé sur la racine principale de nombreuses lenticelles assez grandes, bien

(1) Ph. Van Tieghem, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des Plantes* (Ann. des Sc. nat., 5e série, t. XVI, 1872, p. 80).

(2) A. Leblois, *Recherches sur l'origine et le développement des canaux sécréteurs et des poches sécrétrices* (Ann. Sc. nat., 7e série, t. VI, p. 288).

visibles à l'œil nu et à large ouverture ; leur origine (Pl. XV, fig. 69) est corticale, peu profonde.

On constate, à un moment donné, qu'une assise de cellules corticales périphériques se cloisonne à la manière d'une assise génératrice, formant comme un arc à concavité tournée vers l'extérieur. Les cellules qui dérivent de cette assise soulèvent l'assise subéreuse et les couches de cellules sous-jacentes qui se fendent ; les cellules se détachent alors les unes des autres suivant le mode bien connu de la formation des lenticelles. Il est intéressant de noter que la formation des lenticelles et la formation du périderme sont ici disjointes et tout à fait indépendantes.

Ce n'est que très près de la tigelle et quand les formations secondaires libéroligneuses sont très développées, qu'on observe le début de la formation du périderme qui est d'origine péricyclique. Les cellules se divisent activement dans le sens tangentiel et, en même temps, les cellules endodermiques subissent des divisions radiales.

Tigelle et *Cotylédons*. — La tigelle, très courte, est très voisine comme structure de celle de *Calophyllum*. La moelle possède des canaux sécréteurs. Le périderme est d'origine de plus en plus superficielle au fur et à mesure qu'on se rapproche des cotylédons ; il présente, de place en place, des lenticelles. Les cotylédons ont la même structure que dans l'embryon non germé.

Ochrocarpus siamensis T. Anders.

Bentham et Hooker placent le genre *Ochrocarpus* avec doute parmi les Garciniées.

M. Van Tieghem (1) le premier, en 1885, met ce genre dans la tribu des Calophyllées. Cette manière de voir est basée sur la disposition des canaux sécréteurs dans la racine ; en effet, dans la racine d'*Ochrocarpus siamensis* comme dans celle d'un *Calophyllum* ou d'un *Mammea*, M. Van Tieghem trouve des canaux sécréteurs à la fois dans l'écorce et dans le liber primaire ou secondaire.

(1) Ph. Van Tieghem, *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des Plantes* (Ann. Sc. nat., 1885, p. 39, 7e série, t. I).

On verra plus loin comment l'étude de l'embryon confirme l'opinion de M. Van Tieghem.

Vesque, en 1893, dans sa monographie, range ce genre, avec beaucoup de doute, dans les Garciniées ; en décrivant l'embryon d'*Ochrocarpus*, il dit : « Embryo macropoda, radicula crassa, cotyledonibus inconscipuis ; » M. Engler (1) en 1895 place *Ochrocarpus* entre *Calophyllum* et *Mammea* et donne pour l'embryon la description suivante : « Embryo mit kurzem Stämmchen und in einen Körper vereinten Keimblatt. » Cette description est très exacte pour ce qui est de l'*Ochrocarpus siamensis*.

L'embryon de l'*Ochrocarpus siamensis* T. Anders. présente une forme ovoïde allongée ; il mesure en général 20 à 25 millimètres de longueur et 10 à 12 millimètres de largeur.

Il présente une radicule extrêmement réduite ; la tigelle n'existe presque pas et les cotylédons forment une masse indivise en apparence, quoiqu'on observe, tant à la base de l'embryon qu'au sommet, une légère dépression en ligne droite dans le sens longitudinal indiquant la soudure des cotylédons.

Sur une coupe transversale menée au milieu de cette masse cotylédonaire, on aperçoit, comme une sorte de boutonnière, une ligne montrant la séparation et l'existence de deux cotylédons, et suivant laquelle les épidermes de ces deux cotylédons restent distincts. Partout ailleurs, dans le prolongement de cette ligne, ces cotylédons sont soudés complètement, les épidermes ne sont plus différenciés (fig. 68, Pl. XV). J'ai également représenté (fig. 67, Pl. XV) à un grossissement plus fort la moitié de cette boutonnière qui est formée par les deux épidermes adhérents, appartenant aux deux cotylédons de l'embryon.

En dehors de la soudure partielle des cotylédons et en dehors de la taille, la forme allongée de l'embryon rapproche l'*Ochrocarpus siamensis* du *Mammea americana*.

La structure des cotylédons est intermédiaire entre la structure des cotylédons de *Calophyllum Calaba* et celle des cotylédons de *Mammea americana*.

L'épiderme est fortement cutinisé. Le parenchyme cotylédonaire est homogène, formé de cellules à membrane peu

(1) A. Engler und K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, t. III, 1895 ; *Guttiferæ*, p. 220.

épaissie, arrondies et allongées dans le sens longitudinal de l'embryon.

Contrairement à l'opinion de M. Heckel (1), de très nombreux canaux sécréteurs, pouvant même se ramifier, sillonnent dans toutes les directions le parenchyme de deux cotylédons d'un embryon même non germé. Les canaux sécréteurs sont exactement pareils aux canaux sécréteurs des cotylédons de *Calophyllum Calaba*; la seule distinction réside dans leur nombre, qui est de beaucoup supérieur et dans leur diamètre en général de beaucoup plus petit. Ils sont schizogènes et non lysigènes comme M. Heckel le croit.

La disposition des faisceaux conducteurs, formant les nervures, se rapproche de la disposition des nervures cotylédonaires du *Mammea americana*. La présence de tels faisceaux conducteurs épars dans la masse tuberculisée montrerait qu'on se trouve en présence de deux cotylédons même si la boutonnière épidermique n'existait pas. En effet, quand la tigelle est tuberculisée les faisceaux conducteurs sont toujours disposés suivant un cercle.

Les faisceaux conducteurs à structure concentrique sont rares, la très grande majorité ayant une structure superposée (fig. 66, Pl. XV).

Germination.

Pierre (2), en décrivant sur place exactement le mode de germination des *Garcinia*, dit qu'il est le même pour le genre *Ochrocarpus*.

Parmi les embryons que j'ai eus à ma disposition, un seul, malheureusement, a présenté un commencement de germination; la radicule sortant de la base des cotylédons est recourbée vers le bas et la jeune tige se dirige dans le sens contraire.

La germination s'est arrêtée et malheureusement je n'ai pas pu voir la racine du pôle opposé à la radicule signalée indirectement par Pierre; je crois que cette racine doit être considérée

(1) E. Heckel, *Sur la formation des canaux sécréteurs dans les graines de quelques Guttifères* (C. R. Acad. des Sc., t. CXXIX, 1899, p. 508-510).

(2) *Loc. cit.*

comme analogue, mais non comme homologue à la première racine des *Garcinia* qui est la radicule ; c'est sans doute une racine adventive née sur un cotylédon.

Sur une coupe transversale faite dans une racine principale d'*Ochrocarpus siamensis* pratiquée à un niveau où les formations secondaires libéroligneuses sont développées, on remarque, dans l'écorce bien développée, sous l'assise subéreuse, deux ou trois assises sous-jacentes dont les cellules ont la membrane subérifiée. Le reste de l'écorce est formé par des cellules plus ou moins arrondies, laissant des méats entre elles ; il y a, de plus, un cercle de onze canaux sécréteurs. L'endoderme est formé de cellules un peu aplaties dont les membranes sont entièrement subérifiées.

Dans le cylindre central, on peut distinguer 8 faisceaux libériens et la trace de 8 faisceaux ligneux, car les formations secondaires laissent peu visible la structure primaire qui disparaît vite.

Dans le liber on observe 8 canaux sécréteurs. La région médullaire est entièrement sclérifiée.

Cette structure, par l'aspect du liber et par la disposition des canaux sécréteurs, se rapproche beaucoup plus de la structure d'une racine principale de *Mesua* que de celle d'une racine principale de *Calophyllum* ou de *Mammea*.

La structure de cette racine d'*Ochrocarpus*, est celle qui caractérise les Calophyllées, par suite de la présence de canaux sécréteurs dans l'écorce et dans le liber.

En résumé, on voit que le genre *Ochrocarpus*, par la structure de son embryon, avec ses deux gros cotylédons en partie soudés, et par la structure de sa racine, appartient à la tribu des Calophyllées et non à celle des Garciniées.

RÉSUMÉ DES GUTTIFÈRES

Les Guttifères nous ont montré dans leurs embryons une série de caractères communs qu'on peut résumer comme il suit :

Les graines étant toujours dépourvues d'albumen, les réserves nécessaires à la germination sont toutes contenues dans l'embryon.

L'embryon est toujours pourvu de deux cotylédons, ceux-ci peuvent être très gros, formant à eux seuls presque tout l'embryon, la tigelle et la radicule étant très réduites ; ou bien ces cotylédons peuvent être petits, réduits dans certains cas à de simples écailles, la tigelle dans ces cas formant presque tout l'embryon, la radicule étant aussi très réduite.

Ces embryons sont toujours très riches en substances oléorésineuses qui généralement sont déversées dans des canaux ou poches sécrétrices ; dans de très rares cas ces substances restent accumulées dans les cellules qui les ont sécrétées.

Quand il y a des canaux sécréteurs dans l'écorce de la racine, ils se différencient au voisinage des initiales de la radicule avant l'apparition des tubes criblés et se continuent dans la tigelle et dans les cotylédons où ils peuvent se résoudre en poches sécrétrices.

La radicule n'est jamais binaire alors que ce cas est si fréquent chez les Dicotylédones. L'appareil conducteur présente dans la tigelle une disposition superposée. Quand les cotylédons sont écailleux, l'appareil conducteur est à peine ébauché, et quand ils sont tuberculeux ils présentent des faisceaux épars à structure superposée ou même concentrique. *Le périderme de la tigelle est toujours d'origine superficielle.*

La limite entre la racine et la tigelle dans *Xanthochymus* est nettement précisée par l'épiderme et par l'appareil sécréteur ; l'écorce de la tigelle présente des canaux sécréteurs qu'on ne retrouve pas dans l'écorce de la racine et le liber de la racine présente des canaux sécréteurs qui ne passent pas dans le liber de la tigelle. L'appareil conducteur ne fournit pas de limite précise, car on retrouve tout à fait à la base de la tigelle une disposition alterne.

En dehors de ces caractères généraux, l'embryon des Guttifères présente toute une série de variations caractéristiques de certains groupes ou de certains genres ; de plus, les divers types d'embryon ont un mode de germination qui leur est propre.

Les *Clusiées* sont caractérisées par une tigelle grosse et par des cotylédons petits, mais bien distincts ; en germant, *la tigelle s'allonge, les cotylédons deviennent foliacés, la radicule devient la racine principale de l'arbre.*

Il est intéressant de noter dans ce groupe : l'origine superficielle, non péricyclique du périderme de la racine (*Clusia minor*, *Clusia flava*) ; la présence de canaux sécréteurs corticaux dans la racine et dans la tigelle ; l'absence de canaux sécréteurs dans le liber et dans tout le cylindre central de la racine et de la tigelle ; la présence de canaux sécréteurs dans le pétiole et de poches dans le limbe des cotylédons ; l'épaisseur de la tigelle déterminée par le grand développement de l'écorce, le cylindre central étant réduit.

Les *Moronobées* et les *Garciniées* sont caractérisées par une tigelle tuberculisée énorme, qui forme la presque totalité de l'embryon dont les cotylédons sont réduits à de petites écailles ou à des replis peu marqués. En germant *la tigelle et les cotylédons ne s'accroissent sensiblement pas et les cotylédons restent écailleux* en s'épanouissant ; la radicule s'allonge et se ramifie, mais c'est une *racine adventive, qui naît à la base de la jeune tige, qui devient la racine principale de l'arbre.*

Chez les *Moronobées*, dans les genres *Symphonia* et *Allanblackia*, l'appareil conducteur forme un anneau continu sur toute la longueur de la tigelle qui est tuberculisée par la moelle. L'appareil sécréteur est très développé dans l'écorce et la moelle de *Symphonia* et il est réduit à quelques petits canaux corticaux superficiels dans le genre *Allanblackia*. Le périderme dans ce dernier genre est très précoce.

Le genre *Pentadesma* est complètement dépourvu de canaux sécréteurs, les produits de sécrétion sont accumulés dans les cellules. Les faisceaux conducteurs sont nettement isolés, disposés en cercle, au milieu d'un parenchyme homogène.

Dans les *Garciniées*, le genre *Xanthochymus* et les *Garcinia* de la section *Mangostana* ont des faisceaux plus ou moins distincts, disposés en cercle au milieu d'un parenchyme formé de cellules toutes semblables. Les *Xanthochymus* ont des canaux sécréteurs dans la moelle et dans l'écorce de la tigelle et les *Garcinia* de la section *Mangostana* ont seulement un ou deux cercles de canaux sécréteurs corticaux dans la tigelle. Le *Garcinia tonkinensis*, qui appartient à cette même section, se rapproche de *Xanthochymus* par la présence de grands canaux sécréteurs dans l'écorce et dans la moelle, tandis que par l'appareil conducteur

et par ses réserves oléagineuses, il se rapproche des autres *Garcinia* de la section. Les *Garcinia* de la section *Rhinostigma* ont la tigelle très aplatie, tuberculisée par l'écorce, avec un cylindre central très étroit et distinct ne comptant que trois faisceaux libéroligneux : les canaux sécréteurs n'apparaissent dans la tigelle qu'au moment de la germination ; ces canaux ne se montrent qu'au sommet de la tigelle.

Les Garciniées et les Moronobées diffèrent donc des Clusiées non seulement par la forme de l'embryon et leur mode de germination, mais aussi par la structure de la plantule : en effet, à l'inverse des Clusiées, la racine possède des canaux sécréteurs dans le liber tandis que l'écorce en est dépourvue, mais, comme dans les Clusiées, le *périderme* est *d'origine superficielle* dans la racine.

Les *Calophyllées* se distinguent des autres Guttifères par les *cotylédons tuberculisés* qui constituent la masse de l'embryon, la tigelle étant très réduite. En germant les cotylédons ne s'accroissent pas et la tigelle ne s'allonge que de quelques millimètres ; *la radicule se développe et devient la racine principale de l'arbre.*

La structure de l'embryon et de la plantule est très semblable dans les Calophyllées : la radicule, la tigelle, les cotylédons possèdent toujours des canaux sécréteurs ; il y a toujours des canaux corticaux dans la racine comme chez les Clusiées, mais il y a en outre des canaux sécréteurs dans le liber secondaire de la racine. La racine principale et les radicelles de *Mammea* présentent des lenticelles qui ne sont pas en rapport avec l'assise subéro-phellodermique. *Le périderme est toujours d'origine péricyclique dans la racine, superficielle dans la tigelle.*

Les cotylédons adhérents dans les *Calophyllum*, *Mesua* et *Mammea* sont en partie soudés dans le genre *Ochrocarpus*.

La tigelle a des canaux sécréteurs dans l'écorce, dans la moelle et dans le liber secondaire ; les cotylédons ont des faisceaux libéroligneux à structure généralement concentrique, épars dans tout leur parenchyme, ainsi que des canaux sécréteurs et des poches. Le pétiole cotylédonaire développe un liège d'origine superficielle présentant des lenticelles.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Les embryons et les plantules des Hypéricacées sont bien distincts des embryons et des plantules de Guttifères.

La racine principale des Hypéricacées est binaire tandis que chez les Guttifères elle possède au moins trois faisceaux (*Garcinia sizygiifolia*), et le plus souvent beaucoup plus.

Les canaux sécréteurs primaires y sont exclusivement d'origine péricyclique, tandis que chez les Guttifères, il y a tantôt des canaux sécréteurs corticaux (Clusiées, Calophyllées) tantôt des canaux sécréteurs dans le cylindre central, mais non péricycliques (Moronobées, Garcinées).

Les Clusiées, Garciniées et Moronobées ont, dans la racine, un périderme d'origine superficielle, mais dans les Calophyllées il est péricyclique comme dans les Hypéricacées.

La tigelle possède un périderme péricyclique dans les Hypéricacées, superficiel dans les Guttifères.

La tigelle est très grêle et à structure binaire dans les Hypéricacées tandis que chez les Guttifères elle est plus ou moins tuberculisée, cylindrique avec 4 faisceaux (Clusiées) ou tuberculisée avec un grand nombre de faisceaux disposés en cercle (Moronobées et Garciniées), ou très courte avec un grand nombre de faisceaux (Calophyllées).

L'étude des genres *Kielmeyera*, *Caraipa*, *Haploclathra*, *Marila*, *Mahurea* et *Endodesmia* serait particulièrement intéressante au point de vue de la constitution de l'embryon et du mode de germination, ainsi que pour la place à leur attribuer dans la classification.

Je me propose d'y revenir ultérieurement.

En résumé, l'étude comparative de la structure des embryons et des plantules chez les Hypéricacées et les Guttifères m'a permis de constater un certain nombre de caractères particuliers à chacune de ces deux familles ; j'ai, en outre, signalé plusieurs faits pouvant intéresser l'anatomie générale, notamment l'importance de l'appareil sécréteur, pour établir la distinction complète entre la racine et la tigelle, alors que l'appareil conducteur ne fournit aucune limite précise.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE V

Fig. 1. — *Hypericum perforatum.* Coupe transversale de la racine principale d'une jeune plantule au voisinage du collet. Cylindre central avec, à droite et à gauche un faisceau libérien représenté par un tube criblé et, en haut et en bas, un faisceau ligneux représenté par un vaisseau. Entre le bois et le liber, sur le même cercle, début de quatre canaux sécréteurs d'origine péricyclique.

Fig. 2. — *Hypericum perforatum.* Coupe transversale dans la région médiane de la tigelle d'une jeune plantule avec disposition alterne de l'appareil conducteur.

Fig. 3. — *Hypericum perforatum.* Coupe transversale dans la région basilaire d'un cotylédon d'une jeune plantule.

Fig. 4. — *Hypericum perforatum.* Portion d'une coupe transversale de la tigelle d'une plantule plus âgée; on voit des vaisseaux alternes, des vaisseaux intermédiaires et superposés, ainsi que l'assise génératrice entre le bois et le liber; le péricycle en face du bois primaire se dédouble ; sur les flancs de chaque faisceau libérien on voit des canaux sécréteurs.

PLANCHE VI

Fig. 5. — *Hypericum calycinum.* Portion d'une coupe transversale de la tigelle d'une jeune plantule, au voisinage du nœud cotylédonaire.

Fig. 6. — *Hypericum calycinum.* Coupe transversale dans la région médiane d'une tigelle de 4 mm. de long, tout à fait au début de la germination.

Fig. 7. — *Hypericum calycinum.* Coupe transversale du limbe d'un cotylédon.

Fig. 8. — *Hypericum calycinum.* Coupe transversale dans la région basilaire de la même tigelle que dans la figure 6.

Fig. 9. — *Hypericum perforatum.* Coupe transversale d'une tigelle âgée.

PLANCHE VII

Fig. 10. — *Hypericum calycinum.* Coupe longitudinale axiale dans la partie supérieure d'un embryon.

Fig. 11. — *Hypericum Elodes.* Cotylédon âgé montrant à son extrémité un grand stomate aquifère et, de part et d'autre, sur le bord du limbe, plusieurs petits stomates aquifères.

Fig. 12. — *Hypericum Elodes.* Portion d'une coupe transversale de la tigelle.

Fig. 13. — *Hypericum Elodes.* Coupe transversale de la tigelle faite à un niveau moins élevé que dans la figure 12 (la coupe a été photographiée renversée, de sorte que le canal sécréteur au lieu d'être vu à gauche et en haut de la figure, doit être reporté par la pensée à gauche et en bas comme dans la figure 12; le premier vaisseau du bois situé en haut, deviendra ainsi le premier situé en bas).

Fig. 14. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale du limbe d'un cotylédon bien épanoui.

PLANCHE VIII

Fig. 15. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale dans la région médiane de la tigelle d'un embryon.

Fig. 16. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale dans la région médiane de la tigelle d'une jeune plantule.

Fig. 17. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale de la tigelle de la même plantule, tout près des cotylédons montrant l'apparition, à gauche, d'un faisceau caulinaire.

Fig. 18. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale passant par la base des cotylédons entre lesquels on voit la base des deux premières feuilles.

Fig. 19. — *Haronga paniculata.* Portion d'une coupe transversale faite dans la partie médiane de la tigelle d'une plantule plus âgée.

Fig. 20. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale de la tigelle d'une même plantule, au voisinage du nœud cotylédonaire montrant la disparition des vaisseaux alternes et l'écrasement des premiers tubes criblés.

Fig. 21. — *Haronga paniculata.* Coupe transversale du pétiole d'un cotylédon âgé.

PLANCHE IX

Fig. 22. — *Haronga paniculata.* Portion d'une coupe transversale de tigelle âgée près de la base des cotylédons.

Fig. 23. — *Clusia rosea.* Coupe transversale de la tigelle d'un embryon.

Fig. 24. — *Clusia rosea.* Coupe longitudinale axiale d'un embryon, région radiculaire.

Fig. 25. — *Clusia rosea.* Coupe longitudinale axiale d'un embryon, cotylédons et gemmule. A droite un canal sécréteur monte de la tigelle dans le cotylédon ; à gauche, ébauche de l'appareil conducteur.

Fig. 26. — *Allanblackia Sacleuxii.* Portion de la coupe transversale de la tigelle d'un embryon montrant l'écorce avec trois canaux sécréteurs très petits et l'origine du périderme.

Fig. 27. — *Allanblackia Sacleuxii.* Portion de coupe transversale de la tigelle d'un embryon montrant l'appareil conducteur.

Fig. 28. — *Allanblackia Sacleuxii.* Portion de coupe transversale de tigelle âgée de trois ans.

PLANCHE X

Fig. 29. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe longitudinale axiale d'un embryon montrant les deux cotylédons et la gemmule ; la coupe passe obliquement à droite à travers le canal sécréteur.

Fig. 30. — *Xanthochymus pictorius.* Portion de coupe transversale de la tigelle d'un embryon, montrant la tendance des faisceaux à la structure concentrique.

Fig. 31. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale de la radicule d'une plantule menée tout près du sommet montrant une ou deux assises de petites cellules de la coiffe, une assise sous-jacente allongée radialement qui est l'assise pilifère en dedans, une autre assise différenciée qui est l'assise subéreuse : les tubes criblés ont leur membrane très épaissie et sont dans leur phase de différenciation maximum.

Fig. 32. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale pratiquée à un niveau plus élevé que dans la figure 31 de la même radicule.

Fig. 33. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale de la même radicule pratiquée à un niveau plus élevé que dans la figure 32.

Fig. 34. — *Xanthochymus pictorius.* Portion de coupe transversale de la même radicule montrant les épaississements de l'assise subéreuse.
Fig. 35. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale de la même radicule à un niveau plus élevé que dans la figure 33.
Fig. 36. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale de la même radicule, dans la région basilaire, non loin de la tigelle.

PLANCHE XI

Fig. 37. — *Xanthochymus pictorius.* Terminaison par oblitération d'un canal sécréteur à la base de la tigelle.
Fig. 38. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe transversale de la tigelle, menée au voisinage du collet montrant l'oblitération des canaux sécréteurs et la formation du périderme.
Fig. 39. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe transversale pratiquée vers la base de la tigelle (à un niveau plus élevé que dans la figure 38) d'une plantule, et montrant l'origine superficielle du périderme et les canaux sécréteurs.
Fig. 40. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe transversale correspondant à la figure 38, et montrant le cylindre central avec trace de disposition alterne.
Fig. 41. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe transversale correspondant à la figure 39 et montrant le cylindre central.
Fig. 42. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe transversale pratiquée dans le tiers supérieur de la tigelle.
Fig. 43. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe transversale menée près du sommet de la première racine adventive montrant des groupes de tubes criblés dans leur phase de différenciation maximum.
Fig. 44. — *Xanthochymus pictorius.* Portion d'une coupe tranversale de la même racine à un niveau plus élevé montrant les faisceaux ligneux différenciés.

PLANCHE XII

Fig. 45. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale du nœud cotylédonaire d'une plantule.
Fig. 46. — *Xanthochymus pictorius.* Coupe transversale d'un des cotylédons d'une plantule.
Fig. 47. — *Pentadesma butyracea.* Portion de coupe transversale d'une tigelle montrant une partie de l'écorce.
Fig. 48. — *Pentadesma butyracea.* Portion de la même coupe transversale montrant un faisceau conducteur uniquement libérien.
Fig. 49. — *Garcinia porrecta.* Portion de coupe transversale de la tigelle d'un embryon montrant des canaux sécréteurs vers la périphérie de l'écorce.
Fig. 50. — *Garcinia porrecta.* Portion de la même coupe transversale montrant les faisceaux conducteurs avec l'endoderme caractéristique.
Fig. 51. — *Garcinia cornea.* Coupe transversale d'une radicule anormale.

PLANCHE XIII

Fig. 52. — *Garcinia sizygiifolia.* Portion d'une coupe transversale de la tigelle d'un embryon.
Fig. 53. — *Garcinia sizygiifolia.* Même coupe avec cylindre central à un plus fort grossissement.
Fig. 54. — *Garcinia sizygiifolia.* Portion de la même coupe montrant des matières grasses cristallisées en longues et fines aiguilles.

Fig. 55. — *Garcinia sizygiifolia.* Coupe transversale de la radicelle d'une plantule.

Fig. 56. — *Garcinia sizygiifolia.* Coupe transversale de la tigelle au voisinage de la tige montrant le début du périderme épidermique et les canaux sécréteurs à la périphérie de l'écorce.

PLANCHE XIV

Fig. 57. — *Calophyllum Calaba.* Coupe transversale vers le sommet de la radicule d'une plantule, montrant seulement les faisceaux libériens développés.

Fig. 58. — *Calophyllum Calaba.* Portion de l'écorce d'une racine montrant un canal sécréteur se divisant.

Fig. 59. — *Calophyllum Calaba.* Cylindre central d'une racine anormale; coupe menée près de la tigelle.

Fig. 60. — *Calophyllum Calaba.* Coupe transversale passant par les pétioles cotylédonaires de la périphérie, périderme très développé avec nombreuses lenticelles.

Fig. 61. — *Calophyllum Calaba.* Coupe transversale d'une radicule âgée montrant le début du périderme péricyclique.

Fig. 62. — *Calophyllum Calaba.* Parenchyme, canaux sécréteurs et faisceaux concentriques d'un cotylédon.

Fig. 63. — *Calophyllum Calaba.* Lenticelle sur le pétiole cotylédonaire.

Fig. 64. — *Calophyllum Calaba.* Coupe transversale d'une racine anormale (figurée dans sa région basilaire, fig. 59) montrant un petit cordon médullaire avec trois groupes de tubes criblés et trois groupes de vaisseaux, disposés suivant deux arcs concentriques.

PLANCHE XV

Fig. 65. — *Mammea americana.* Coupe longitudinale d'un embryon dont les cotylédons sont représentés seulement par leur base.

Fig. 66. — *Ochrocarpus siamensis.* Parenchyme et faisceau cotylédonaire.

Fig. 67. — *Ochrocarpus siamensis.* Coupe transversale montrant la soudure des cotylédons, sauf sur un petit espace où les épidermes sont distincts.

Fig. 68. — *Ochrocarpus siamensis.* Coupe transversale à un fort grossissement des cotylédons, montrant la petite boutonnière centrale où les épidermes sont distincts.

Fig. 69. — *Mammea americana.* Lenticelle d'une radicule.

RECHERCHES SUR LES CUPULIFÈRES

Par M. Léon PAUCHET

INTRODUCTION

On sait que les Cupulifères sont des Dicotylédones apétales présentant un ovaire infère. Cette famille comprend les groupes suivants : les *Corylées*, à fleurs mâles dépourvues de calice, et les *Fagées* dont les fleurs mâles et femelles ont un calice. Les *Bétulées*, que l'on comprend quelquefois parmi les Cupulifères, n'ont pas de calice aux fleurs femelles. Ce sont les principales espèces de ces deux groupes, celles que l'on rencontre plus particulièrement dans nos régions, qui ont été étudiées ici : les recherches ont porté sur les fleurs, les fruits et l'embryon des *Corylus Avellana* et *Carpinus Betulus* (*Corylées*), *Fagus silvatica*, *Quercus Robur* et *Castanea vulgaris* (*Fagées*). La morphologie générale de ces diverses espèces a été intentionnellement laissée de côté. Divers ouvrages classiques (1) donnent sur l'appareil végétatif des Cupulifères d'excellentes descriptions.

Mais les études qui suivent ne visent que l'anatomie comparée des espèces citées plus haut, au point de vue de la cupule, de l'anthère, du style, de l'ovaire et de l'embryon.

Les cupules et les bractées ont été étudiées comparativement dans le premier chapitre.

Dans le second chapitre, il est traité de la fleur mâle, du développement de l'anthère, de sa structure et de sa déhiscence.

L'anatomie comparée des styles et l'étude de l'appareil conducteur font l'objet du troisième chapitre.

Les deux derniers chapitres contiennent : l'un quelques considérations sur les ovules au sujet de la fécondation et de l'avortement ; l'autre, l'étude du développement de l'embryon jusqu'à la maturité de la graine.

(1) Baillon, *Hist. des plantes*, VI, 227, 1878.
Engler et Prantl, *Pflanzenfamilien*, III, Teil, 1894, p. 38 et 47.
Solereder, *Systematische Anatomie*, p. 895.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, sous la direction de M. le Professeur Gaston Bonnier. Qu'il me permette de le remercier ici pour les nombreux encouragements et les précieux conseils qu'il m'a donnés. Je le prie d'accepter l'hommage de ce modeste travail et l'assurance de ma bien vive gratitude.

CHAPITRE PREMIER

RELATIONS ENTRE LES CUPULES, LES BRACTÉES ET LES ÉCAILLES DE BOURGEONS

On sait que les cupules enveloppant les fruits des différentes espèces de Cupulifères se présentent sous un aspect morphologiquement différent. Chez les *Corylées*, cet organe est foliacé, d'aspect trilobé chez le Charme et n'entourant le fruit que d'un côté, complètement enveloppant chez le *Corylus*. Les *Fagées* présentent une cupule plus épaisse et portant souvent sur sa surface des émergences écailleuses régulièrement disposées (*Castanea*, *Fagus*). Les auteurs ont donné à cette cupule une origine diverse : les uns, Schacht (1) et Payer (2), la considèrent comme de nature pédonculaire ; Schacht désigne la cupule du Chêne sous le nom de disque, et Payer la regarde comme un repli du pédoncule. M. Van Tieghem (3) considère la cupule comme formée de bractées soudées par leurs bords sur une longueur variable suivant les espèces. En étudiant l'anatomie comparée des cupules, des bractées et des écailles de bourgeons, nous verrons quels sont les rapports qu'il convient d'établir entre ces organes. Nous rechercherons ensuite laquelle des deux théories doit prévaloir. Pour cette étude, la comparaison a été établie entre les différents organes d'une même espèce, puis chez les différentes espèces

De cette façon, il sera possible d'étudier les modifications subies par la bractée en vue des fonctions nouvelles de protection et de soutien qu'elle aura à remplir. L'étude particulière de la cupule de *Fagus silvatica* permettra de se rendre compte de la valeur des

(1) Schacht, *S. Beitræge zur Anatomie und Physiologie*, v. Lehrl, II, 140 Der Baum, 4.

(2) Payer, *Fam. nat.*, 164.

(3) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 1419.

deux hypothèses émises, celle qui attribue à cette cupule une origine pédonculaire ou celle qui lui donne une origine foliaire.

Corylus avellana.

Bractée. — Une bractée de Noisetier présente sur ses deux faces un épiderme dont quelques cellules donnent des poils simples. Ces poils sont de deux sortes (fig. 1), les uns allongés, les autres renflés en massue avec une zone claire au centre de ce renflement. Les poils se lignifient de bonne heure et leur contenu protoplasmique se porte vers l'extrémité du poil, où il se rassemble en formant un amas granulé à section triangulaire. Les poils renflés sont des poils sécréteurs; on les retrouve chez toutes les Cupulifères avec les mêmes caractères; les autres sont des poils protecteurs.

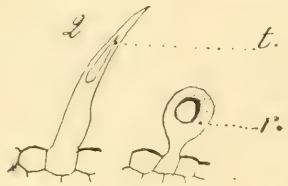


Fig. 1. — Bractée de *Corylus Avellana.* — Poils : *l*, poil protecteur ; *r*, poil sécréteur.

Les cellules sous-épidermiques sont collenchymateuses, sauf celles confinant à l'épiderme supérieur qui, dans la bractée

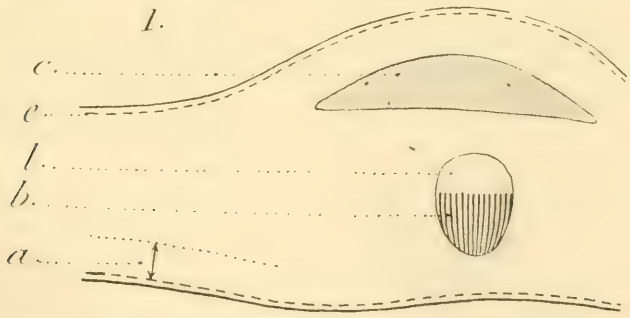


Fig. 2. — Bractée de *Corylus Avellana* : *e*, épiderme ; *c*, collenchyme; *f*, faisceau libéroligneux; *b*, bois ; *l*, liber; *a*, assise palissadique.

jeune, sont allongées radialement ; elles constituent l'assise palissadique (fig. 2).

L'intervalle compris entre cette assise et l'épiderme inférieur est formé de cellules épaissies à méats, mais il n'y a pas à proprement parler de parenchyme lacuneux. Les faisceaux libéroligneux présentent la disposition suivante : du côté de l'épiderme externe se trouvent les cellules libériennes dis-

posées en lignes sinueuses, quelquefois arquées ; les éléments ligneux sont disposés en files radiales séparées par quelques rayons médullaires à parois minces. Tout autour des faisceaux ligneux se trouvent quelques cellules polyédriques, différentes du parenchyme fondamental. Il faut noter aussi une zone de répartition de l'oxalate de chaux localisée du côté externe entre la quatrième et la cinquième assise sous-épidermique.

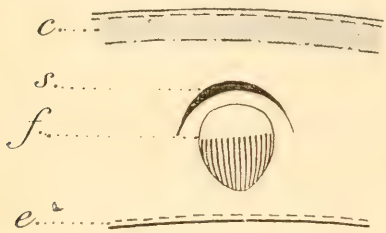


Fig. 3. — Écaille de bourgeon de *Corylus Avellana* : *s*, sclérenchyme ; *c*, collenchyme ; *f*, faisceau libéroligneux ; *e*, épiderme.

Écaille des bourgeons. — L'écaille externe des bourgeons se distingue de la bractée par un commencement de différenciation autour des faisceaux libéroligneux d'un arc sclérenchymateux, sur l'emplacement même des cellules polyédriques entourant les faisceaux (fig. 3). La zone de répartition des cristaux mâclés d'oxalate de chaux est la même, et le liber conserve sa disposition typique signalée pour la bractée.

Quant à l'épiderme, il se cutinise davantage et des assises de liège se forment parfois du côté externe. Les poils sont de deux sortes et identiques à ceux décrits plus haut.

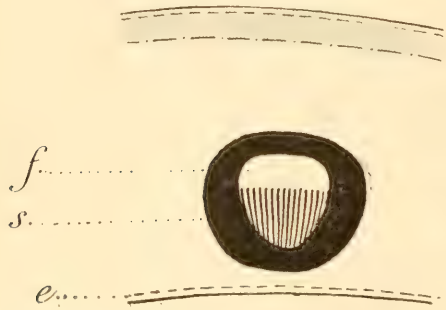


Fig. 4. — Cupule de *Corylus Avellana*. — Mêmes lettres, mêmes désignations.

Le parenchyme dans le voisinage de l'épiderme est constitué par des cellules collenchymateuses.

Cupule. — La cupule montre une différenciation plus avancée encore des éléments cellulaires. L'épaisseur de la bractée s'est accrue et l'anneau sclérenchymateux entourant les faisceaux libéroligneux s'est étendu jusqu'au voisinage de l'épiderme. Le parenchyme qui sépare les nervures reste cellulosique. Le bois et le liber affectent la même dis-

position que dans l'écaille de bourgeon et il est à remarquer que la zone principale de mâcles d'oxalate de chaux occupe encore la cinquième assise sous-épidermique (fig. 4).

Quant aux poils, ils sont nombreux, développés du côté interne et surtout du côté externe.

En résumé, on assiste à une différenciation progressive des éléments cellulaires de la bractée, quand celle-ci se développe en vue d'un rôle particulier à remplir. L'écaille de bourgeon différencie du sclérenchyme autour des faisceaux libéroligneux et du liège à la partie périphérique. La cupule présente une sclérification plus prononcée encore et les poils remplacent ici le liège. Le rôle de protection et de soutien attribué à ces deux organes amène donc une modification particulière de leurs éléments, leur origine restant la même malgré tout.

Carpinus betulus.

Bractée. — La bractée du Charme est identique à celle du Noisetier. Ces deux genres ont des affinités communes, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue anatomique. La seule différence notée (et encore est-elle peu importante) résulte dans ce fait que chez le *Carpinus*, le liber ne présente pas la disposition sinueuse ou arquée du Noisetier, mais un arrangement sans direction particulière.

Écaille des bourgeons. — L'écaille des bourgeons présente, sous l'épiderme externe cutinisé, deux assises de cellules allongées tangentiellement et la troisième assise est celle où se trouvent localisées les mâcles d'oxalate de chaux.

Le faisceau libéroligneux est entouré d'un arc sclérenchymateux, non encore complètement enveloppant. Le parenchyme extérieur aux faisceaux présente des cellules arrondies avec méats. Il n'y a aucune trace de parenchyme lacuneux; les cellules avoisinant l'épiderme inférieur sont identiques à celles de l'épiderme supérieur.

Cupule. — Si l'on étudie maintenant la cupule, on remarque, comme chez le Noisetier, une sclérification plus prononcée dans la zone de cellules entourant le faisceau libéroligneux.

L'anneau est développé et la sclérification s'étend de part et

d'autre de ces faisceaux du côté de l'épiderme; entre les nervures, le parenchyme reste cellulosique. Moins nombreux que chez le Noisetier, les poils se rencontrent sur les deux faces de la cupule.

Les modifications subies par la bractée sont donc les mêmes que celles observées pour le Noisetier.

Quercus robur.

Écaille des bourgeons. — Une coupe transversale pratiquée dans une écaille d'un bourgeon de *Quercus* permet de distinguer : un épiderme cellulosique sur les deux faces, avec une cuticule nette du côté externe ; un parenchyme cellulosique formé de cellules collenchymateuses dans la région sous-épidermique, et, de place en place, quelques îlots de fibres scléreuses (fig. 5). Les faisceaux libéroligneux sont entourés par un arc de sclérenchyme non encore complètement différencié. Le bois est presque entouré par le liber qui, par endroits, est complètement enveloppant ; il n'a plus la disposition en files radiales caractéristique des *Corylées*. Sous l'épiderme se trouvent une ou deux assises de cellules collenchymateuses. Les poils sont peu nombreux ; à noter, la formation de liège dans les écailles les plus extérieures. Cette production de liège est d'ailleurs la seule différence importante relevée entre la bractée et l'écaille de bourgeon, à part le développement moins prononcé et moins étendu de sclérenchyme, dans la bractée.

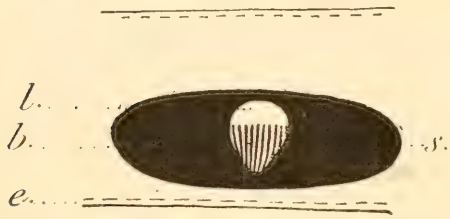


Fig. 5. — Écaille de bourgeon de *Quercus Robur* : *l*, liber; *b*, bois; *s*, sclérenchyme.

Cupule. — La structure de la cupule du Chêne diffère de celle des *Corylées* (fig. 6) ; elle est fort épaissie, couverte de poils et d'émergences écailleuses ; son épiderme est formé de petites cellules allongées tangentiellement ; le parenchyme sous-jacent cellulosique présente de grandes cellules arrondies avec méats, rarement polyédriques. Dans ce parenchyme se trouvent

des îlots de grosses fibres sclérenchymateuses formées de cellules à parois épaisses et dont la cavité est presque complètement oblitérée. Ces fibres sont courtes, grosses, réunies en plus ou moins grand nombre en nodules, séparés les uns des autres par du parenchyme ordinaire (cellules arrondies). Les faisceaux libéro-ligneux parcourent la cupule en se rapprochant de la face interne ; le bois, allongé, plus ou moins en files radiales, est recouvert par un liber qui n'est jamais enveloppant. De ce groupe de faisceaux s'en détachent d'autres qui vont, à divers niveaux, irriguer les émergences de la cupule (productions foliacées qui ont reçu le nom de squamules).

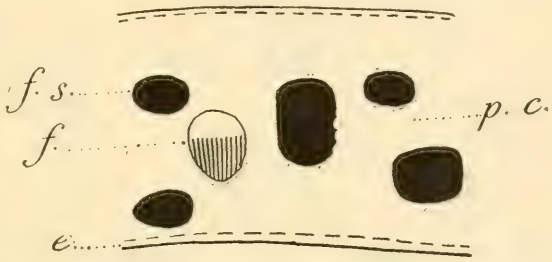


Fig. 6. — Cupule de *Quercus Robur* : *fs*, fibres de sclérenchyme ; *pc*, parenchyme cellulosique.

Les poils sont nombreux sur les deux faces de la cupule ; ils affectent les formes principales déjà décrites au sujet de *Corylus*.

Les caractères distinctifs de chaque organe foliaire peuvent être résumés comme il suit :

Écaille des bourgeons. — Parenchyme cellulosique et scléreux avec sclérenchyme mieux différencié que dans la bractée. — Liège.

Cupule. — Ilots de sclérenchyme à fibres fortement épaissies, dans un parenchyme cellulosique (cellules avec méats). Productions écailleuses (squamules). Poils nombreux.

Castanea vulgaris.

Bractée. — Une bractée de Châtaignier présente un épiderme formé de petites cellules allongées tangentiellement, et un parenchyme sous-épidermique cellulosique légèrement collenchymateux, formé de cellules à méats dans la région intermédiaire, mais ne constituant pas à proprement parler un parenchyme lacuneux.

Les faisceaux libéroligneux présentent un liber non enveloppant disposé en arc au-dessus des cellules ligneuses ; celles-ci n'ont pas toujours la disposition en files radiales ; parfois elles sont étendues tangentiellement (fig. 7).

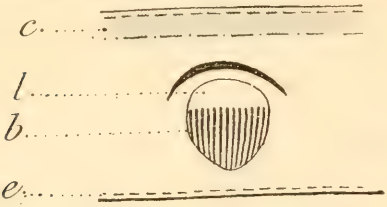


Fig. 7. — Bractée de *Castanea vulgaris*. — Mêmes lettres que plus haut.

Un anneau de sclérenchyme entoure le faisceau libéroligneux ; cet anneau est complet autour des faisceaux constituant les principales nervures (centrale et latérale), incomplet dans les nervures terminales.

Écaille des bourgeons. — L'écaille des bourgeons présente aussi un parenchyme cellulosique avec cellules, les unes sous-épidermiques, collenchymateuses, les autres (celles qui sont comprises entre les vaisseaux) arrondies avec méats.

De place en place, on remarque quelques cellules qui épaississent leurs parois pour devenir sclérenchymateuses ; elles apparaissent dans la zone sous-épidermique, du côté externe (fig. 8).

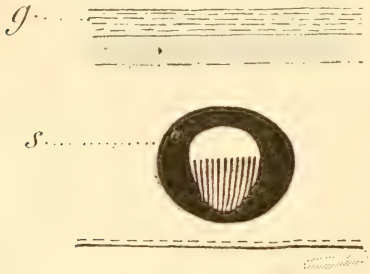


Fig. 8. — Écaille de bourgeon de *Castanea vulgaris* : *g*, liège.

Les faisceaux libéroligneux sont disposés ici comme dans la bractée, avec cette légère différence que la disposition du bois en files radiales est mieux prononcée. L'anneau sclérenchymateux existe autour de chaque faisceau et le recouvre totalement.

Du liège se forme de bonne heure par le cloisonnement de l'assise immédiatement sous-épidermique ; quatre à cinq assises de cellules subéreuses recouvrent les écailles de bourgeon les plus externes.

Cupule. — La cupule diffère de l'écaille des bourgeons par les amas de cellules scléreuses qu'elle présente à l'intérieur d'un parenchyme cellulosique comme celui de la bractée (fig. 9). Ces cellules scléreuses groupées de six à dix sont, comme celles du Chêne, fortement épaissies, à cavité

presque oblitérée par les épaississements progressifs des parois.

Les faisceaux libéroligneux sont répartis ici à différents niveaux dans la cupule ; une première zone se remarque du côté interne, parallèlement à la face intérieure de la cupule ; une autre du côté externe et une troisième intermédiaire. On verra plus loin, après l'étude du *Fagus silvatica*, quelle signification on doit attribuer à cette disposition particulière des faisceaux libéroligneux à plusieurs niveaux en épaisseur dans la cupule. On remarquera, dès maintenant, que leur section transversale ne présentant aucune obliquité dans leur direction, il ne saurait être question d'un passage de l'un à l'autre à une hauteur quelconque dans la cupule.

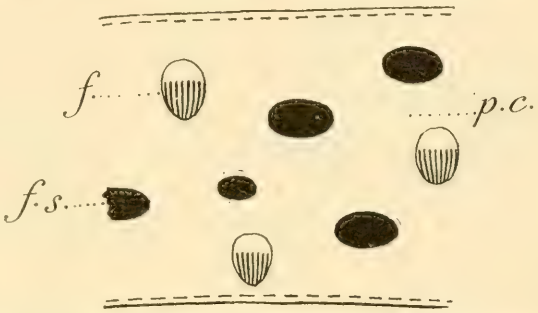


Fig. 9. — Cupule de *Castanea vulgaris*. Mêmes lettres que pour le *Quercus*.

Il existe aussi, dans la cupule du Châtaignier, des squamules foliacées qui la recouvrent irrégulièrement et des poils fort nombreux. Quant aux nombreux piquants qui la recouvrent, ils ont été l'objet d'une étude particulière (1).

Chaque faisceau libéroligneux comprend des vaisseaux de bois annelés, spiralés et ponctués, recouverts par le liber qui a une tendance à devenir enveloppant.

En coupe longitudinale, on observe une quantité considérable de mâcles d'oxalate de chaux, lesquelles sont surtout localisées entre les vaisseaux du bois et ceux du liber. Cette remarque s'applique également à la cupule du Chêne et à celle du Hêtre.

On pourra noter ici que le liège et les poils existent rarement ensemble. Dans l'écaille de bourgeon, presque dépourvue de poils, le liège forme quatre à cinq assises sous-épidermiques ; dans la cupule, qui est protégée par un feutrage complet de poils et

(1) M. A. Lothelier, *Recherches anatomiques sur les épines et les aiguillons des plantes*, Revue génér. de Bot., t. V, 1892.

d'aiguillons, le liège n'existe pas. Ce fait a déjà été constaté à propos d'autres espèces étudiées précédemment : on en verra encore une confirmation dans l'étude du Hêtre.

Fagus silvatica.

Bractée. — Une coupe transversale d'une bractée de Hêtre montre un épiderme externe et interne à cellules allongées tangentiellement ; l'assise palissadique, représentée dans les bractées jeunes, se cloisonne de bonne heure dans le sens tangentiel et

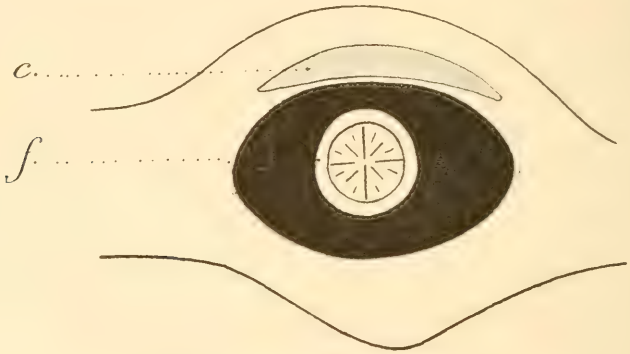


Fig. 10. — Bractée de *Fagus silvatica.*

finit par ne plus se distinguer du parenchyme de la bractée adulte. Ce parenchyme, homogène sur les deux faces de la bractée, est formé de cellules polyédriques légèrement collenchymateuses, tandis que le parenchyme central est formé de cellules arrondies avec méats (fig. 10).

Chaque nervure de la feuille comprend un faisceau libéroligneux entouré par un anneau de sclérenchyme. Le bois se présente en files radiales disposées toutes autour d'un petit cercle constitué par quelques cellules non lignifiées. Chaque file radiale de cellules ligneuses est entourée d'un arc de liber qui a une tendance à devenir enveloppant, les quelques rayons médullaires sont peu apparents, toujours étroits et quelquefois nuls entre chaque zone libéroligneuse. Cette disposition, on le verra, persistera partout au fur et à mesure de l'évolution de la bractée.

Un arc de sclérenchyme, quelquefois complètement enveloppant, entoure chaque faisceau.

Écaille des bourgeons. — A part les deux épidermes, on ne trouve rien de cellulosique ; le parenchyme est sclérifié, les fibres sont longues et peu épaissies ; seules, celles qui avoisinent chaque faisceau sont plus épaisses. La disposition du bois et du liber est la même que pour la bractée ; le liber tend à devenir de plus en plus enveloppant et il n'y a plus aucune trace d'assise palissadique (fig. 11).

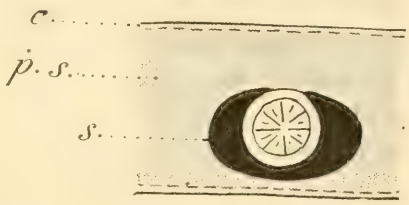


Fig. 11. — Écaille de bourgeon de *Fagus silvatica.*

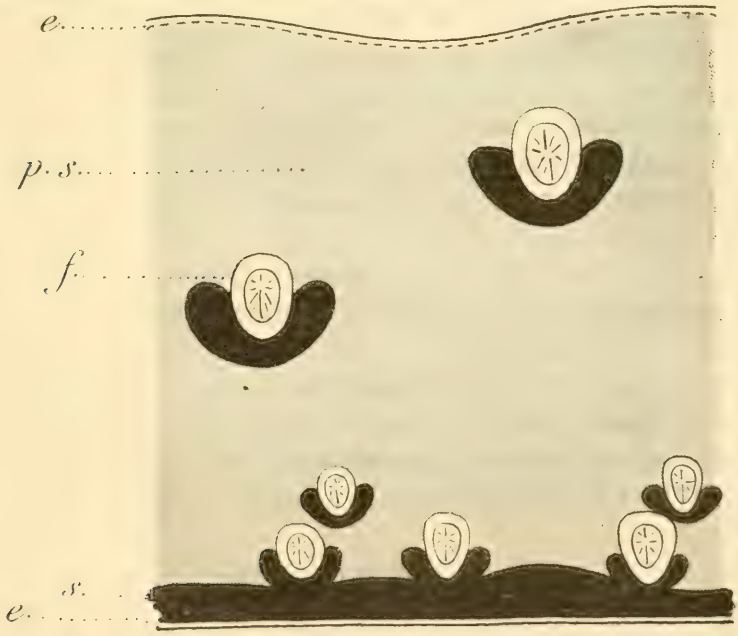


Fig. 12. — Cupule de *Fagus silvatica* : *ps*, parenchyme sclérifié.

Cupule. — La différenciation s'accentue quand on envisage la structure de la cupule.

Une coupe pratiquée dans la partie moyenne de la cupule (fig. 12) montre un parenchyme complètement sclérifié avec fibres de deux sortes : les unes, longues et épaissies, situées à la

partie inférieure de la cupule, les autres, moins longues et moins épaisses, avoisinant les faisceaux.

Les faisceaux vasculaires sont disposés, comme dans la cupule du Châtaigner, suivant trois niveaux différents, et une coupe rigoureusement transversale n'indique aucune obliquité dans leur direction. Nous verrons plus loin à quelles causes il convient d'attribuer cette anomalie apparente.

Les émergences de la cupule, situées toutes du côté externe, ont nettement la caractéristique des bractées et doivent être considérées comme des productions d'origine foliaire. Les unes sont étalées en forme d'écailles, les autres sont moins allongées et affectent une forme arrondie au sommet, rétrécie à la base. Toutes ont les caractères des bractées et doivent en être rapprochées. Leur épiderme est en continuité avec celui de la cupule et leur parenchyme est formé de cellules avec méats, les unes polyédriques, les autres arrondies. Leurs faisceaux libéroligneux proviennent du faisceau le plus externe de la cupule.

Quant aux poils qui recouvrent les deux faces de cet organe, ils affectent les formes déjà décrites. Ils sont ici plus nombreux, plus allongés et forment un feutrage serré aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur.

Caractères distinctifs. — En passant de la bractée à l'écaille des bourgeons, on note donc une sclérification de plus en plus complète du parenchyme.

Quant aux caractères distinctifs de la cupule, ils peuvent se résumer ainsi : Parenchyme scléreux avec fibres de deux sortes. Faisceaux libéroligneux à plusieurs niveaux dans la cupule. Émergences d'origine foliaire.

Formation de la cupule.

Pour mieux suivre la marche de la formation de la cupule, il importe de se reporter à la disposition de l'inflorescence femelle. Cette inflorescence est une cyme bipare (fig. 13) ; pour un groupe de trois fleurs, on remarque : une bractée axillante Bx, deux autres bractées B, à la base de la fleur de première génération F_1, et de chaque côté deux autres bractées b à la base des

fleurs de seconde génération F_2 et F_2. Cette disposition type de l'inflorescence est complètement réalisée dans le *Castanea vulgaris* (fig. I). Chez le *Fagus silvatica* (fig. II), que l'on prend ici comme exemple, les bractées B et la fleur correspondante F_1 ne se développent point ; dans le *Quercus Robur*, ces mêmes

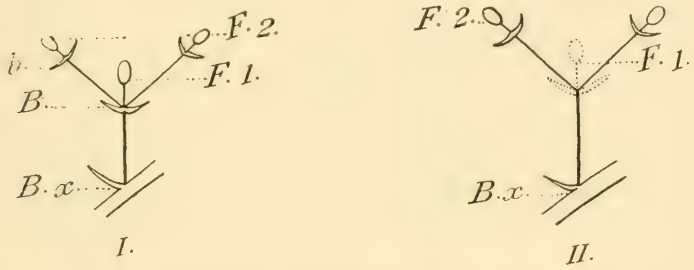


Fig. 13. — I. Inflorescence de *Castanea vulgaris*. — II. Inflorescence de *Fagus silvatica* ; *Bx*, bractée axillante ; *B*, bractée de la fleur F_1 de première génération ; *bb*, bractées des fleurs de seconde génération F_2 et F_2. La bractée *B* et la fleur F_1 ne sont pas représentées en II.

bractées n'existent point, mais la fleur F_1 subsiste toujours ; par contre les fleurs de deuxième génération F_2 et F_2 ne sont pas représentées, mais les bractées *b* subsistent.

Étudions maintenant la cupule du *Fagus* en coupes transversales et en coupes longitudinales.

Si l'on fait des coupes en séries à partir de la base de la cupule en allant vers la partie moyenne de l'organe, on note d'abord une structure pédonculaire bien nette.

A un niveau un peu plus élevé, on voit les faisceaux, groupés à chaque angle, se diviser et donner des faisceaux latéraux destinés aux bractéoles qui persistent sur le pédoncule ; leur point d'insertion se trouve sur le pédoncule mais au-dessous de la cupule.

A un niveau un peu plus élevé encore, à l'endroit même où la coupe s'élargit, on remarque, au centre du pédoncule, deux cercles de faisceaux libéroligneux, qui se continuent sans modification aucune jusqu'à la base de l'ovaire ; chacun des faisceaux les plus externes se divise en trois branches, ce qui donne en définitive, pour l'ensemble de la coupe, quatre groupes de trois faisceaux (un à chaque angle du quadrilatère pédonculaire).

Ces faisceaux sont destinés aux bractées *b* et à leurs bractéoles ; ils parcourent la cupule pour se terminer aux extrémités mêmes des organes qui la constituent.

Une coupe longitudinale axiale pratiquée dans une cupule jeune (fig. 14) permet de suivre l'ensemble du trajet des vaisseaux indiqués en coupe transversale. Les faisceaux les plus intérieurs F_1 appartiennent au pédoncule, ils se ramifient dans la partie sous-jacente à l'ovaire ; immédiatement au-dessus, on remarque les faisceaux en arc de la partie basilaire de l'ovaire.

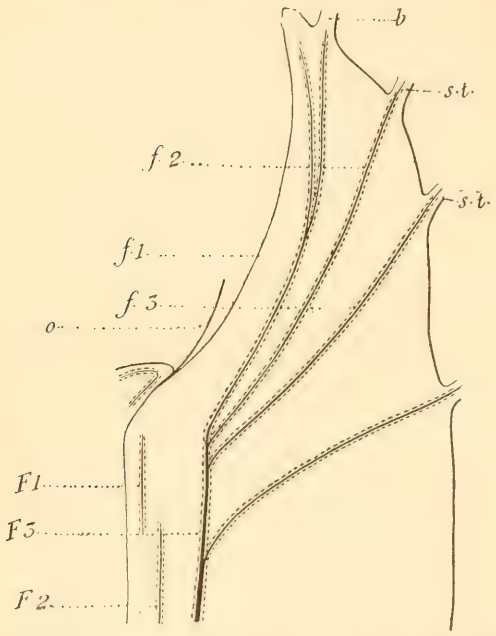


Fig. 14. — Passage des faisceaux du pédoncule dans la cupule de *Fagus silvatica*. — F_1, F_2, F_3, faisceaux du pédoncule ; F_3, donne f_1, f_2 et f_3 ; *o*, ovaire ; *b*, bractées ; *st st*, stipules de *b*.

Le groupe de faisceaux F_2, toujours caractérisé par le bois intérieur et le liber externe et enveloppant, s'arrête avant la limite atteinte par le premier.

Quant au groupe le plus externe F_3, il donne directement les faisceaux destinés aux bractées.

La bractéole du pédoncule est vascularisée, et son point d'attache se trouve au-dessous de la cupule ; puis les bractées secondaires *b* et leurs bractéoles *st* reçoivent à leur tour les ramifications du faisceau F_3. Ce passage s'effectue au même point pour ces trois organes foliaires (fig. 14) ; ce sont donc trois bractées insérées sur le pédoncule au même niveau. Suivons ces ramifications dans leur course au travers de la cupule, et désignons-les en allant de la face interne à la face externe par f_1, f_2, f_3.

Le faisceau f_1 chemine le long de la cupule, à peu de distance de la face interne ; aux deux tiers inférieurs de sa course, il se dédouble, par suite d'un accroissement prédominant de la cupule du côté interne, une partie avoisinant la face interne, l'autre partie se rendant directement dans la partie libre de la bractée *b* dont on aperçoit nettement l'extrémité libre dans la cupule jeune. Cet accroissement prédominant d'un organe foliaire au cours de sa différenciation a été décrit maintes fois, notamment par M. C. de Candolle (1). Au fur et à mesure que la cupule se développe, il devient difficile de saisir la cause de ce dédoublement par suite de la soudure de la bractée *b*, mais le dédoublement de ce faisceau persiste toujours et va en s'accentuant.

Quant aux faisceaux f_2 et f_3, ils cheminent presque parallèlement sans une très grande obliquité dans leur course, ce qui explique pourquoi une section transversale de la cupule laisse voir leurs vaisseaux non obliques. Les extrémités libres des bractées *b* se voient nettement dans la cupule jeune et les terminaisons des faisceaux s'y remarquent aisément.

Toutes les émergences de la cupule sont vascularisées par les faisceaux les plus externes de cette cupule. De cette disposition particulière des faisceaux libéroligneux, on doit donc forcément arriver à la conclusion suivante : la cupule est formée par la soudure des bractées *b* et des bractéoles *st.*, soudure qui se produit bord à bord et de telle manière que la face interne de chaque bractée soit soudée à la face externe de celle qui lui est superposée ou alterne. Les quatre bractées *b* et les huit bractéoles ou stipules *st.* constituent donc la cupule.

Dans le diagramme qu'il donne de la fleur femelle du *Fagus silvatica*, Eichler (2) considère bien la cupule comme formée par les bractées *b*, mais il donne aux stipules une indépendance qu'elles n'ont pas, et encore ne représente-t-il que la moitié des stipules existant. Le diagramme de cette fleur doit donc être modifié de la façon suivante (fig. 15, II).

La cupule du *Castanea vulgaris* ne diffère pas de celle de

(1) C. de Candolle, *Sur les bractées florifères* (Bulletin de l'Herbier Boissier, VI, n° 3, p. 124-125).

(2) Eichler, *Blüthendiagramme*, t. II, p. 24, 1878.

Fagus silvatica : le diagramme en diffère par les bractées primaires B, qui sont représentées bien que n'entrant pas dans la constitution de la cupule (fig. 15, I).

Quant à la cupule du *Quercus Robur*, elle diffère de celles

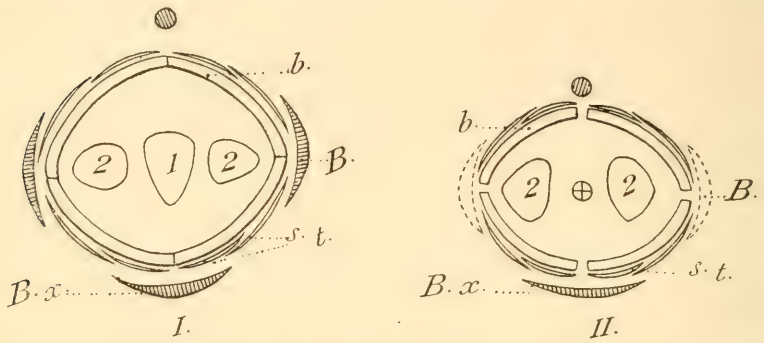


Fig. 15. — I. Diagramme de la fleur femelle du *Castanea vulgaris*. — *Bx*, bractée axillante; *B*, bractée de la fleur F_1 (voy. fig. 13); *bb*, bractées des fleurs F_2 et F_2 soudées bord à bord pour former la cupule; *st* et *st*, stipules des bractées *b* soudées à celles-ci et soudées entre elles. — II. Diagramme de la cupule de *Fagus silvatica*. Mêmes lettres, mêmes désignations.

étudiées précédemment en ce que les bractées *b* s'unissent seules l'une à l'autre sans soudure des bractéoles *st*.

L'opinion qui doit prévaloir est donc celle qui donne à la cupule même une origine foliaire, la partie inférieure et élargie de cet organe étant seule d'origine pédonculaire.

CHAPITRE II

L'ÉTAMINE

Développement et structure de l'anthère.

Chez les *Corylées*, les étamines sont insérées sous les écailles alternes et imbriquées du chaton.

Chaque écaille recouvre deux autres écailles latérales, et sur la ligne d'union de ces appendices foliaires, s'insèrent les filets staminaux bifurqués en Y, dont chaque branche porte une anthère biloculaire. En pratiquant des coupes longitudinales dans des chatons jeunes de *Corylus Avellana*, M. C. de Candolle (1) constata que les organes floraux résultent d'un déve-

(1) C. de Candolle, *Sur les bractées florifères*, *loc. cit.*, p. 123.

loppement secondaire de la bractée dont la base devient le siège d'une nouvelle formation de méristème actif du côté de sa face supérieure.

La disposition des étamines par rapport aux bractées varie suivant les genres : chez les *Fagées*, elles sont groupés en épis à l'aisselle de bractées et alternes (*Quercus*), réunies au fond d'une coupe foliaire et lobée (*Fagus*) ou bien disposées en chatons allongés et grêles à l'aisselle des bractées (*Castanea*).

Développement de l'anthère. — Si l'on pratique des coupes dans une étamine très jeune du *Castanea vulgaris* ou *Corylus Avellana*, on voit se produire de bonne heure une différenciation des cellules appartenant à la zone sous-épidermique de l'anthère.

Immédiatement au-dessous d'une série de cellules disposées régulièrement et constituant l'épiderme, on remarque une autre assise cellulaire en voie de division avec cloisonnement, d'abord en direction tangentielle ; on a alors une file de cellules présentant des noyaux très nets et beaucoup plus gros que ceux de la zone épidermique ; des cloisonnements radiaux et horizontaux s'établissent bientôt dans cette zone primitive : en définitive, il reste quatre assises sous-épidermiques et au centre de la future loge de l'anthère apparaissent les cellules mères des grains de pollen.

Ces cellules présentent un contenu protoplasmique abondant et de gros noyaux à plusieurs nucléoles ; leurs dimensions, leurs noyaux très gros et leurs nucléoles les distinguent immédiatement des cellules voisines. Tout autour des cellules mères, se trouve l'assise nourricière dont les cellules contiennent chacune deux noyaux plus petits ; le protoplasma apparaît granuleux et les cellules sont bourrées d'amidon.

La division en quatre de la partie centrale de la loge est bientôt suivie d'une segmentation des noyaux dans toutes les directions. La division continuant à se produire, on arrive au stade de formation des grains de pollen qui s'établit par le processus commun aux Dicotylédones en général.

L'assise nourricière et celle qui lui est immédiatement contiguë du côté de l'épiderme, se résorbent au fur et à mesure de l'accroissement de l'anthère ; à un stade du développement

plus avancé encore, on note la réduction presque complète de ces deux assises sous-épidermiques ; leurs membranes s'étirent et il ne reste bientôt plus au moment de la formation du pollen que des filaments cellulosiques ne se reliant plus que faiblement l'un à l'autre et contenant encore, entre les mailles du tissu très lâche qu'ils emprisonnent, de faibles granulations colorées en bleu par l'eau iodée. Cette réduction des assises sous-épiderdermiques se fait plus ou moins rapidement suivant les espèces. Chez le *Quercus*, ces deux assises restent visibles presque jusqu'à la maturité de l'anthère sans présenter de déformation appréciable.

La formation des grains de pollen a lieu suivant le mode habituel, par séparation des cellules mères suivie d'une division en quatre dans chaque cellule.

Structure et déhiscence de l'anthère.

Nous allons étudier la structure de l'anthère à partir du moment où disparaît l'assise nourricière jusqu'à la maturité, puis nous verrons comment s'effectue sa déhiscence (1).

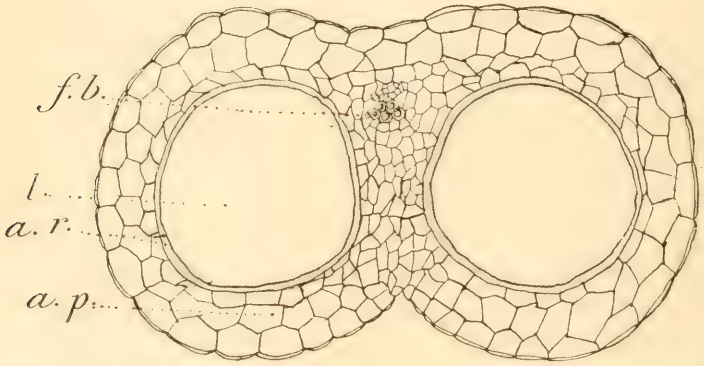


Fig. 16. — Anthère de *Corylus Avellana*. — Coupe transversale d'une anthère non mûre : *e*, épiderme; *ap*, assises sous-épidermiques; *ar*, cellules de l'assise nourricière réduites à un cordon granuleux ; *l*, loge ; *f*, faisceau libéroligneux.

Corylus Avellana. — L'anthère jeune de *Corylus* (fig. 16) présente deux loges séparées par un parenchyme cellulosique à

(1) L. Pauchet, *Sur la déhiscence de quelques anthères* (C. R. de l'Acad. des sc., juin 1907).

parois minces et plissées. Le faisceau du connectif comprend trois à cinq vaisseaux de bois annelés et spiralés qui sont la continuation directe des vaisseaux du filet. Un liber plus abondant accompagne ce bois et se différencie de bonne heure.

L'épiderme de l'anthère est formé de cellules assez régulières qui, d'abord cellulosiques, lignifient leurs parois, et dont le contenu cellulaire se désorganise et subit une transformation en prenant des épaississements affectant différentes formes. Cette lignification de l'épiderme est interrompue au voisinage de la ligne de déhiscence où il se continue à cet endroit par quelques cellules à parois minces. Les étamines de *Corylus* se développant pendant l'hiver, on comprend la raison d'être de cette lignification précoce de l'anthère. Les tissus sous-jacents, et en particulier les grains de pollen, sont protégés ainsi contre les grands froids. L'assise nourricière et les deux assises qui lui sont superposées disparaissent peu à peu ; seule, l'assise immédiatement sous-épidermique persiste, c'est elle qui, ainsi qu'on va le voir, constitue l'assise à déhiscence. Une coupe transversale pratiquée dans une anthère de Noisetier, peu avant la maturité, montre un épiderme dont les parois cellulaires sont presque entièrement lignifiées. Seule la partie périphérique de l'épiderme reste non lignifiée, cette zone enveloppante correspondant à la cuticule épidermique a tous les caractères de la membrane cellulosique, les réactifs de la cellulose agissant sur elle de la même façon et elle doit être considérée comme formée de cellulose. Quant à l'assise sous épidermique, elle présente dans chacune de ses cellules des bandelettes de cellulose épaissie affectant la forme de bâtonnets et disposées radialement (fig. 17). C'est là un caractère important des Cupulifères ; partout, chez toutes les espèces étudiées, les bandes de cellulose se retrouveront identiquement placées et identiquement constituées.

Ces bandes cellulosiques se présentent aussi dans les cellules sous-épidermiques sur les faces verticales et latérales ; mais elles sont disposées perpendiculairement aux parois et tangentiellement. A leur point de jonction avec la paroi, ces bâtonnets se renflent et leur base élargie se trouve en continuité avec la paroi cellulaire.

Les grains de pollen sont libres maintenant dans la cavité unique de l'anthère, les deux loges communiquent par suite de

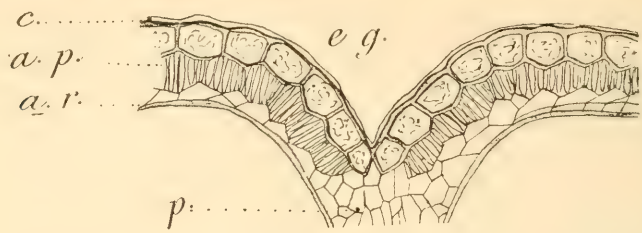


Fig. 17. — Coupe transversale de l'anthère de *Corylus Avellana* au voisinage de la ligne de déhiscence : *c*, cordon cellulosique entourant l'épiderme; *p*, parenchyme interloculaire.

la résorption de la partie intermédiaire composée de cellules plissées et peu résistantes qui disparaissent définitivement au moment de la maturité (fig. 18).

Comment l'anthère va-t-elle s'ouvrir pour laisser échapper le pollen? M. Leclerc du Sablon (1) a montré qu'il y a toujours une relation étroite entre l'ouverture de l'anthère et sa structure, et que, d'autre part, les causes de cette déhiscence sont purement physiques. Desséchement des parois de l'assise mécanique sous l'influence de la sécheresse de l'air; contraction plus ou moins grande des parois cellulosiques ou lignifiées, et rupture des valves avec fléchissement des bords, soit à l'intérieur soit à l'extérieur : telles sont les phases de l'ouverture d'une anthère, en général.

Fig. 18. — Les deux valves commencent à s'infléchir en dedans.

Ici les épaississements lignifiés des parois se trouvent à la partie externe de l'assise sous-épidermique.

Considérons deux des cellules dans cette assise sous-épidermique et prenons-les au voisinage de la ligne de déhiscence, de part et d'autre de cette ligne. Sous l'influence de la sécheresse de l'air, la partie externe va se contracter moins que les parois latérales et internes, moins surtout que les bandes cellulosiques,

(1) Leclerc du Sablon, *Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères* (Ann. des Sc. nat., 7e série, 1885, p. 97 à 134).

car la cellulose pure se contracte plus que la cellulose lignifiée et moins que la cellulose épaissie. La traction résultant de ce raccourcissement inégal, se produisant partout et particulièrement au voisinage des deux valves, il va en résulter un raccourcissement de l'assise dans le sens indiqué (Voy. fig. 18). Ce raccourcissement se produira dans les trois sens, puisque les bandes cellulosiques existent partout, comme on l'a vu, et dans une direction tangentielle. Il y aura deux temps dans l'ouverture : d'abord un décollement de la partie primitivement en contact ; ensuite une séparation définitive, en même temps que le bord libre des valves s'infléchira en dedans, par suite de cette inégalité de raccourcissement constatée plus haut entre la partie externe et la partie interne des cellules dans l'assise sous-épidermique. On passera, de la position indiquée par la figure 17, à celle indiquée pas la figure 18, les parois des cellules de cette assise sous-épidermique se contractant, elles aussi, dans les

Fig. 19. — Les deux valves *a* et *b* relèvent leurs extrémités ; *c*, cordon cellulosique.

deux sens. Les bords resteraient complètement infléchis et la déhiscence serait introrse, si la partie périphérique de l'épiderme n'influençait pas cette ouverture ; en réalité, une fois les bords libres, il y a relèvement de ces bords, par suite de la contraction de cette cuticule ; malgré tout, la flexion des loges vers le tiers de leur longueur indique encore que la déhiscence est bien introrse (fig. 19).

Castanea vulgaris.

L'anthère du Châtaignier doit être rapprochée de celle du Noisetier, comme structure et comme déhiscence. Elle présente quatre loges comme celle de toutes les Fagées. L'épiderme est formé par des cellules régulières, allongées tangentiellement et dont les parois sont imprégnées de lignine. Cette lignification des parois de l'anthère est bien moins prononcée

que chez le Noisetier, mais elle peut être mise facilement en évidence au moyen des réactifs de la lignine. Cette lignification

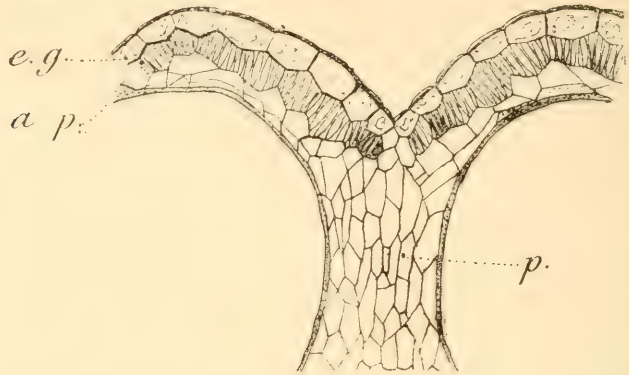


Fig. 20. — Anthère de *Castanea vulgaris* : Coupe transversale au niveau de la ligne de déhiscence; *eg*, épiderme lignifié ; *ap*, assise sous-épidermique ; *p*, parenchyme interloculaire.

incomplète de l'épiderme trouve son explication dans ce fait que le développement de l'étamine du *Castanea* a lieu en juillet-août pendant la saison la plus chaude de l'année. Elle a pour but de protéger l'anthère contre la trop grande sécheresse résultant d'une transpiration abondante. Immédiatement au-dessous de l'épiderme se trouve l'assise mécanique, avec les caractères indiqués précédemment pour le *Corylus Avellana*. Les bandes cellulosiques sont ici, comme chez le Noisetier, plus nombreuses sur les faces supérieure et inférieure. Leur disposition radiale sur ces deux faces est très nette et leur épaississement très marqué.

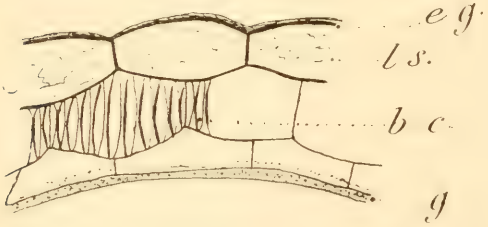


Fig. 21. — Coupe transversale d'une portion de l'anthère à un plus fort grossissement : *eg*, épiderme lignifié ; *ls*, épaississements lignifiés du contenu cellulaire épidermique ; *bc*, bandelettes cellulosiques de l'assise sous-épidermique.

Les assises nourricière et transitoire ont presque disparu à la maturité ; le parenchyme interloculaire disparaît, de sorte que les loges communiquent deux à deux.

Déhiscence. — Considérons, comme nous l'avons fait pour le

Noisetier, quelques-unes des cellules de l'assise sous-épidermique (fig. 20 et 21). La constitution des parois cellulaires étant la même (à part la lignification moins prononcée des cellules sur la partie externe), l'influence de la sécheresse de l'air déterminera une contraction *sur place* de ces cellules avec un léger retrait dans le sens tangentiel.

Il en résultera, comme pour le

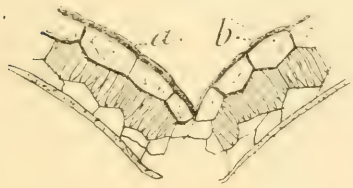


Fig. 22. — Commencement de déhiscence. Les cellules du parenchyme interloculaire disparaissent.

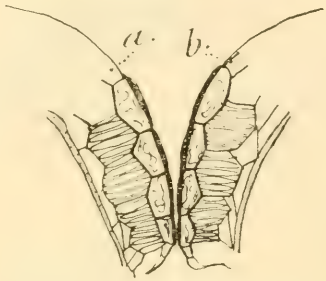


Fig. 23. — Déhiscence introrse. Les deux valves s'incurvent en dedans.

Corylus, un écartement des valves, une rupture et une flexion vers l'intérieur des loges. Il y aura une déhiscence légèrement introrse (fig. 22 et 23), et, comme l'épiderme ne présente point de bande externe cellulosique le recouvrant complètement, les valves resteront légèrement fléchies vers les loges. On voit déjà que, à une modification des propriétés des parois cellulaires, correspond une modification dans l'ouverture de l'anthère.

Fagus silvatica.

En étudiant l'anthère du *Fagus silvatica* et sa déhiscence, on étudiera, par là même, celle du *Carpinus Betulus* et du *Quercus Robur*, aucune différence n'existant entre ces trois espèces. On peut faire à ce propos la même remarque qui a déjà été faite à propos du *Quercus* : l'assise nourricière et les assises transitoires restent visibles pendant un certain temps pour ne disparaître définitivement qu'à la maturité. L'anthère présente quatre sacs polliniques; il nous suffira de considérer les deux loges voisines pour nous rendre compte de la structure et de la déhiscence de l'anthère. La paroi des sacs polliniques comprend un épiderme, une assise sous-épidermique et le reste des assises préexistantes.

Dans le *Fagus* et dans le *Carpinus*, cette zone interne est représentée seulement par un cordon granuleux rattaché à la précédente assise par quelques filaments cellulosiques, les uns intacts,

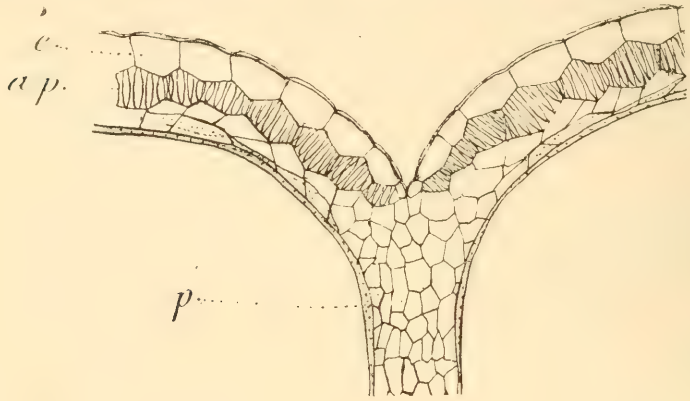


Fig. 24. — Anthère de *Carpinus Betulus* : Coupe au voisinage de la ligne de déhiscence : *e*, épiderme cellulosique ; *ap*, assise sous-épidermique avec bâtonnets cellulosiques.

les autres plissés et dirigés plus ou moins obliquement. L'épiderme est formé de cellules allongées tangentiellement et dont les parois entièrement cellulosiques ne présentent aucun épaississement lignifié.

L'assise sous-épidermique, seule intéressante au point de vue

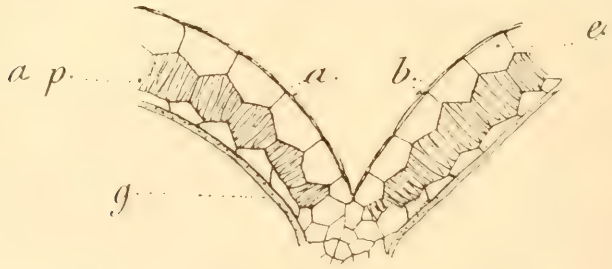


Fig. 25. — Même coupe dans la même région avant la déhiscence.

de sa constitution spéciale, présente les caractères de celles étudiées précédemment, sauf en ce qui concerne la lignification de la partie confinant à l'épiderme (fig. 24 et 25).

Déhiscence. — Considérons les cellules qui se trouvent situées de chaque côté de la ligne de déhiscence et qui appartiennent

à deux loges voisines. Elles présentent, comme toutes celles de l'assise sous-épidermique d'ailleurs, des bâtonnets de cellulose épaissie, disposés perpendiculairement à leur paroi et dans le sens radial, mais les deux dernières cellules sous-épidermiques, appartenant d'une part à la loge de gauche, d'autre part à celle de droite, ne sont pas contiguës. Elles sont séparées par des cellules allongées radialement à parois plissées, qui s'intercalent entre les cellules épidermiques et qui n'ont point disparu au moment de la résorption du parenchyme interloculaire.

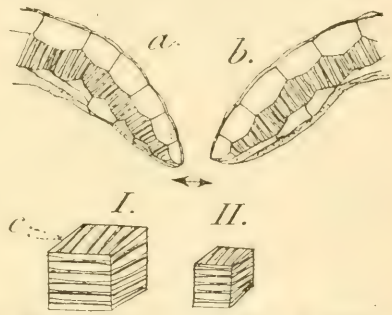


Fig. 26. — Déhiscence sur place de *Carpinus Betulus*. — Les valves *a* et *b* s'écartent l'une de l'autre. — I. Une cellule de l'assise sous-épidermique avant la contraction — II. Après : *c*, face supérieure cellulosique.

C'est par l'action de l'assise mécanique sous-épidermique que cette partie va disparaître, séparant ainsi complètement les deux bords de l'anthère. Par suite de la contraction des bâtonnets cellulosiques à l'intérieur des cellules, les parois opposées vont se rapprocher les unes des autres, et il y aura une contraction de l'assise sous-épidermique sur toute la longueur de l'anthère, dans les trois sens : radial, tangentiel et latéral (fig. 26, I). Au niveau de la ligne de déhiscence, on remarque une concavité accentuée. Si l'on examine l'effet de la contraction des cellules particulièrement à cet endroit, on remarque que les tensions résultant de la contraction dans le sens radial seulement sont dirigées obliquement et inversement l'une de l'autre : il résulte de ceci que les parois des cellules intercalaires seront séparées l'une de l'autre et dirigées, celles du côté droit vers la droite et les autres vers la gauche. Cette disposition caractéristique est réalisée sur la coupe transversale de *Carpinus Betulus* (fig. 25). Si l'on tient compte également des contractions dans le sens tangentiel, on voit que le résultat définitif sera le décollement complet de ces cellules intervalvaires, les valves se sépareront simplement sans inflexion en dedans,

sans recourbement à l'extérieur, leurs extrémités restant simplement en place (fig. 26), et rien n'indiquera le moindre changement dans les courbures des valves : c'est la déhiscence sur place, caractéristique des trois espèces citées.

Conclusions. — Pour résumer les quelques résultats exposés dans ce chapitre, on arrive aux conclusions suivantes :

Le développement de l'anthère se poursuit d'une façon identique chez les différentes Cupulifères,

L'anthère mûre présente une assise sous-épidermique à bandelettes de cellulose épaissie se retrouvant chez toutes les espèces avec les mêmes caractères ; l'épiderme est lignifié totalement chez le *Corylus Avellana*, partiellement chez le *Castanea vulgaris*, il reste cellulosique chez les autres espèces.

De l'étude des parois cellulaires de l'assise sous-épidermique (éléments lignifiés imprégnés de lignine ou cellulosiques), on peut déduire le mode d'ouverture des anthères, confirmé par l'examen des coupes.

Déhiscence introrse avec relèvement du bord des valves : *Corylus Avellana.*

Déhiscence légèrement introrse : *Castanea vulgaris.*

Déhiscence sur place : *Fagus silvatica*, *Quercus Robur*, *Carpinus Betulus.*

Ainsi qu'on l'a vu dans le cours de cet exposé, la déhiscence des anthères est en relation directe avec la structure de leurs parois (1).

CHAPITRE III

ANATOMIE COMPARÉE DES STYLES

Les styles des *Corylées*, au nombre de deux, sont réunis seulement par leur base dans le pistil jeune, soudés jusqu'à une hauteur variable dans le pistil plus âgé.

Les *Fagées* présentent plusieurs styles, au nombre de trois chez le Chêne et le Hêtre, de six à neuf chez le Châtaignier.

La soudure des styles a lieu à différents niveaux selon les

(1) Leclerc du Sablon, *loc. cit.*

espèces; le style composé unique qui en résulte est plus ou moins recouvert de poils, ceux-ci parfois très développés.

L'étude anatomique des styles du *Fagus silvatica* et du *Castanea vulgaris* a été faite par M. Guéguen (1).

Tognini (2) a étudié également cette dernière espèce, surtout au point de vue des canaux stylaires.

On verra ici quelles différences existent entre les *Corylées* et les *Fagées*, tant au point de vue de l'anatomie de l'organe qu'au point de vue de l'appareil conducteur du tube pollinique.

Corylées. — Le style du *Corylus Avellana*, examiné en coupe transversale (fig. 27), présente un épiderme formé de cellules très allongées dans le sens radial, dont les parois sont sinueuses et parfois fortement plissées.

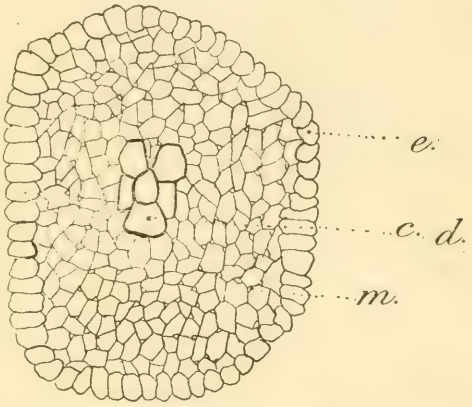


Fig. 27. — Style de *Corylus Avellana*: *e*, épiderme; *cd*, cellules conductrices; *m*, méats.

Les assises sous-épidermiques sont collenchymateuses; au-dessous d'elles se trouvent des cellules polyédriques à méats nombreux; enfin, au centre de la coupe, on remarque quelques cellules à dimensions beaucoup plus grandes, à parois légèrement épaissies et qui, en se résorbant plus tard, livreront passage au tube pollinique. Il n'existe aucune différenciation de l'appareil vasculaire.

Le style du *Carpinus Betulus* présente beaucoup d'analogie avec celui du *Corylus*. Les cellules du centre sont plus nombreuses (fig. 28), de cinq à six, irrégulières et épaissies. On n'y trouve également aucune trace de l'appareil vasculaire. En se résorbant, les cellules du centre (fig. 31), forment un canal

(1) Guéguen, *Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames* (Ann. Sc. nat. Bot., 1887).

(2) Tognini, *Ricerche di morphologia ed anatomia sul fiore feminile e sul frutto del Castagno* (Atti del R. Inst. dell' Univ. di Pavia, 1892).

conducteur à parois irrégulières, dans lequel chemineront les tubes polliniques pour arriver jusqu'à l'ovaire.

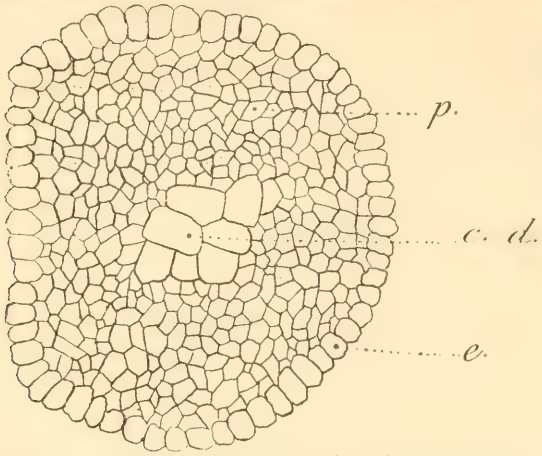


Fig. 28. — Style de *Carpinus Betulus* : Coupe transversale du style : *e*, épiderme ; *p*, parenchyme cellulosique ; *cd*, cellules conductrices.

Vu en coupe longitudinale (fig. 30), cet appareil conducteur se présente sous forme de cellules allongées avec, çà et là, sur les bords, quelques

Fig. 29. — Papilles stigmatiques avec cire *c*.

productions d'origine cireuse que l'orcanette acétique met nettement en évidence. Cette cire retient le tube pollinique et le maintient dans le canal le long duquel il doit cheminer.

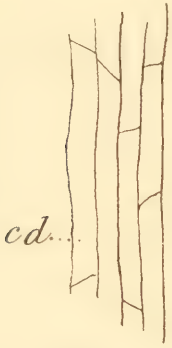


Fig. 30. — Cellules conductrices de *Carpinus* en coupe longitudinale.

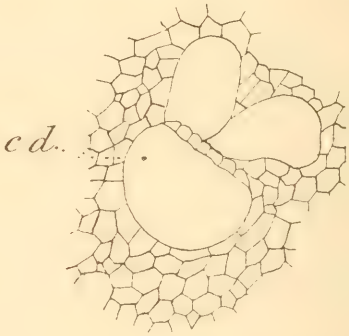


Fig. 31. — Les cellules centrales résorbent leurs parois.

Les papilles stigmatiques du Charme (fig. 29) recouvrent le style en forme de coiffe ; ces papilles sont en massue, ovoïdes au sommet, rétrécies à la base ; elles contiennent une notable quantité de matière cireuse destinée à retenir le pollen. Il est à remarquer que l'épiderme contient lui aussi une quantité notable de

cire. Les grains de pollen germent facilement dans ses cellules, les uns pénétrant jusqu'à l'ovaire par le canal central, les autres cheminant dans l'assise sous-épidermique du style et arrivant finalement jusqu'aux ovules par pénétration intercellulaire (1). Le canal central étant toujours l'appareil conducteur principal du tube pollinique mettant en communication le sommet du style avec l'ovaire.

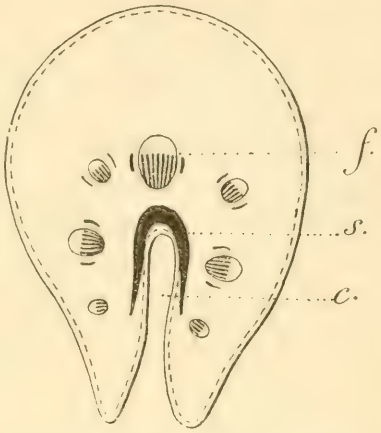


Fig. 32. — Style de *Fagus silvatica*. — Schéma. — Coupe transversale.

Fagées. — Le style central du *Fagus silvatica* (fig. 33) résulte de la soudure des trois branches stylaires, correspondant chacune à un carpelle. Il est garni de poils nombreux; l'épiderme, contrairement à celui des *Corylées*, est formé de cellules étroites, la cuticule y est plus apparente. Le parenchyme avoisinant l'épiderme est formé de collenchyme surtout dans la région sous-épidermique, puis viennent d'autres cellules présentant quelques méats.

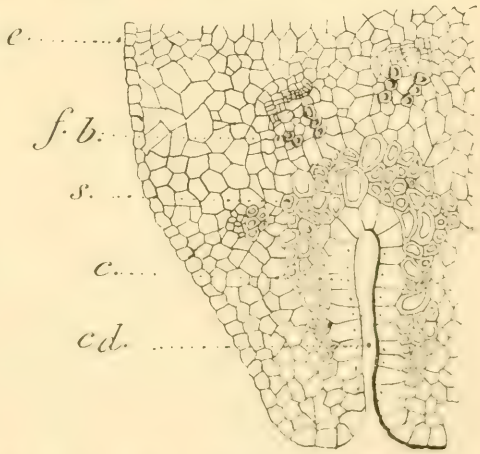


Fig. 33. — Coupe transversale d'une portion du style central de *Fagus silvatica*. Mêmes lettres, mêmes designations : *fb*, faisceau libéroligneux ; *cd*, canal conducteur.

Les faisceaux libéroligneux sont disposés par groupes de cinq autour d'une goutlière située à la partie supérieure de la feuille modifiée. Les faisceaux ne sont pas également développés : les uns restent petits, les autres, ceux situés

(1) Navaschine a observé un fait analogue chez le Bouleau (Voy. *Index bibliographique*).

en face de la gouttière, sont plus développés; chacun d'eux comprend quelques vaisseaux annelés et spiralés en files radiales, avec du liber superposé, mais non enveloppant. Ces faisceaux sont entourés, çà et là, de quelques cellules non encore complètement différenciées en sclérenchyme (fig. 32).

Quant à la gouttière conductrice, elle est limitée par des cellules allongées radialement sur tout le pourtour de l'invagination foliaire; elle est entourée par un arc de sclérenchyme. Les masses cireuses déjà observées chez les Corylées se retrouvent ici tout le long de l'épiderme de la gouttière (1).

Castanea vulgaris. — Les branches stylaires du *Castanea vulgaris*, appelées ici branches stigmatiques, diffèrent de celles de *Fagus* par leur section plutôt elliptique et déformée (fig. 34). Au centre de ces branches stigmatiques, se trouve un parenchyme formé de petites cellules polyédriques à parois légèrement collenchymateuses. Des cellules sclérifiées sont disposées en arc ou en anneau autour de ce parenchyme central.

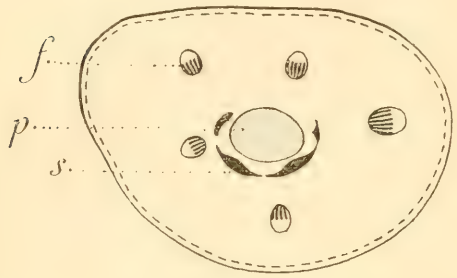


Fig. 34. — Style de *Castanea vulgaris*. Schéma. Coupe transversale d'une branche stigmatique.

Les faisceaux libéroligneux sont répartis en demi-cercle et leur nombre varie de cinq à six dans chaque branche.

Si maintenant l'on étudie le style unique résultant de la soudure des branches stigmatiques, on remarque que chaque branche, tout en conservant sa structure anatomique à peu près identique, comprend des faisceaux libéroligneux disposés suivant deux demi-cercles et en nombre variable de cinq à sept, les uns médians, plus développés que les autres latéraux. En allant du sommet des styles vers la base, les faisceaux médians se sont rapprochés du côté externe et les autres ont continué leur course à la même hauteur dans le style.

(1) Guéguen, *loc. cit.*

De plus, on voit que le parenchyme central à petites cellules polyédriques, est mis en relation avec les fentes étoilées du style central par un canal très étroit, parfois à peine indiqué, souvent fermé (fig. 35 et 36). Il est certain que, ni ce parenchyme central, ni ce canal incomplet du style ne sont conducteurs. En pratiquant des coupes dans des styles de plus en plus âgés, on n'assiste pas à la résorption des cellules centrales : celles-ci se conservent intactes pendant la maturité de l'ovaire ; quant au canal, toujours très étroit et souvent à peine indiqué, il conserve à peu près sa direction en se rapprochant de l'ovaire et se termine avant d'y arriver : c'est bien plutôt

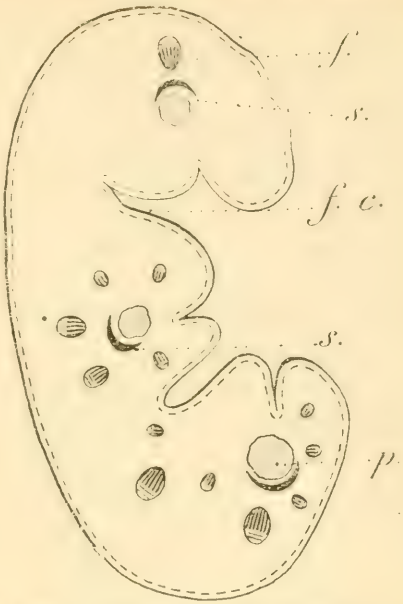


Fig. 35. — Les trois branches stigmatiques sont réunies pour former la moitié du style : *p*, parenchyme central ; *f*, faisceau libéroligneux ; *fc*, fente conductrice ; *s*, sclérenchyme.

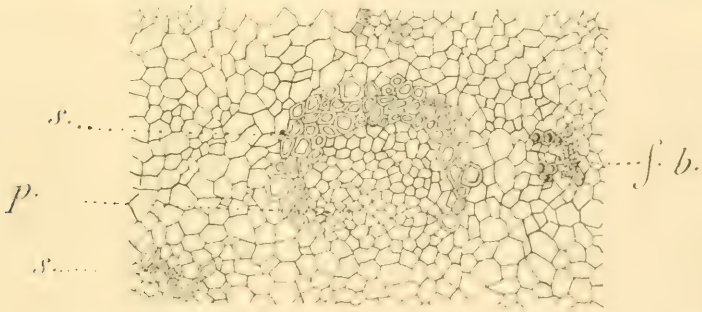


Fig. 36. — Coupe transversale d'une portion du style central de *Castanea vulgaris*. Mêmes lettres, mêmes désignations.

une fissure incomplète, résultant d'un écartement de chaque branche soudée, qu'un canal à proprement parler ; il est à remarquer d'ailleurs que cette fissure n'existe pas partout.

Il n'en est pas de même de la fente étoilée qui sépare les diffé-

rentes branches stigmatiques incomplètement soudées ; les cellules qui tapissent les parois de cette fente ont leurs parois garnies de cire et les grains de pollen en voie de germination s'y rencontrent en abondance. M. Guéguen (1) n'est pas d'accord avec M. Tognini sur la conductibilité de cette fente. « Il n'est pas certain, dit-il, que cette fissure soit seule conductrice comme le veut Tognini ou même qu'elle soit conductrice. » Les observations précédentes montrent que cette fissure peut être conductrice. Il est vrai que cette fente n'est pas en communication directe avec la cavité ovarienne, mais il est certain aussi que le court intervalle qui l'en sépare n'est pas un empêchement à la pénétration du tube pollinique jusqu'à l'ovaire, les cellules qui se trouvent dans cette région se résorbant souvent à la maturité de l'ovaire. Il faut remarquer en effet que le tube pollinique ne suit pas toujours un chemin absolument tracé dans le style en parcourant un canal toujours ouvert ; les observations faites par plusieurs auteurs, notamment par Navaschine (2), dans les cas de chalazogamie, montrent qu'il en est souvent autrement, en particulier chez les Bétulinées.

Quant aux « styles supplémentaires » que M. Tognini décrit comme ayant un cercle de faisceaux libéroligneux au centre qui n'existe pas dans les styles normaux, il semble, comme le fait remarquer M. Guéguen, que cet auteur s'est trompé dans ses observations. Jamais il ne m'a été donné de faire pareille remarque.

On peut dire que le tube pollinique ne se développe pas dans le tissu central des branches stigmatiques du *Castanea*, mais qu'il se développe entre ces organes, puis au centre du style unique, pour arriver finalement jusqu'à la cavité ovarienne.

Il n'y a donc pas analogie complète entre les appareils conducteurs du *Fagus* et ceux du *Castanea*.

Quercus Robur. — Le style du *Quercus* ne diffère pas sensiblement de celui du *Fagus* : la section est elliptique et irrégulière. La seule différence est dans la lignification de l'épiderme : de bonne heure, les petites cellules épidermiques s'imprègnent de lignine et le style unique très court, résultant de la soudure des

(1) Guéguen, *op.* déjà cité, p. 62.
(2) Navaschine, Voy. *Index bibliographique*.

trois branches stylaires, est lignifié sur toute sa longueur. On retrouve autour de la fente conductrice, identique à celle du *Fagus*, l'arc de sclérenchyme déjà constaté sur cette espèce ; autour des faisceaux libéroligneux, se remarquent également des cellules sclérifiées qui se différencient de bonne heure. Chaque branche stylaire est recouverte de papilles stigmatiques larges et aplaties. Les fentes conductrices de chacune de ces branches se poursuivent tout le long du style unique résultant de leur soudure incomplète (fig. 37 et 38). L'appareil conducteur comprend donc trois canaux correspondant à chaque branche stylaire et ne diffère pas de celui du *Fagus*.

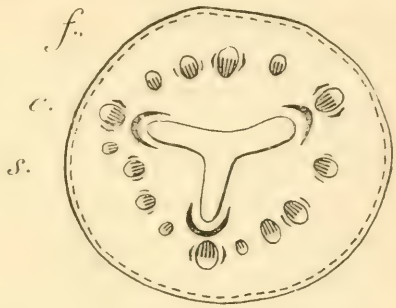


Fig. 37. — Style de *Quercus Robur*. — Coupe transversale schématique du style central.

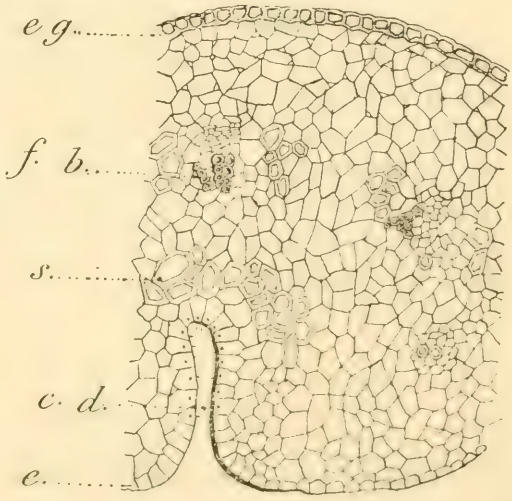


Fig. 38. — Coupe transversale d'une partie du style central de *Quercus Robur* : *eg*, épiderme lignifié; *fb*, faisceau libéroligneux; *f*, faisceau libéroligneux; *s*, sclérenchyme; *cd*, canal conducteur.

Conclusions. — L'étude comparée des styles de *Corylées* et de *Fagées* nous conduit aux conclusions suivantes. Les styles des Corylées diffèrent de ceux des Fagées par leur épiderme à cellules allongées radialement, par un appareil conducteur central résultant de la résorption des cellules situées exclusivement au centre du style, enfin par l'absence d'appareil vasculaire.

Le Noisetier et le Charme ont beaucoup de caractères

communs ; seules, les cellules du parenchyme central, plus nombreuses chez le Charme, permettent de distinguer les styles de ces deux espèces.

Chez les Fagées, l'analogie persiste entre le Hêtre et le Chêne. L'épiderme lignifié du style de cette espèce et le sclérenchyme vasculaire plus développé, permettent néanmoins de les différencier à cet égard.

Chez ces deux espèces, l'appareil conducteur est constitué par une fente allongée située à la face supérieure de la feuille modifiée. Le *Castanea vulgaris*, bien que ne différant pas sensiblement des espèces précédentes, quant à la structure du style, s'en distingue par un parenchyme central à petites cellules polyédriques non conducteur ; la fissure étoilée résultant de la soudure incomplète des branches stigmatiques étant seule conductrice.

En étudiant les styles de Cupulifères, il est impossible de douter de leur origine foliaire. La symétrie par rapport à un plan y est évidente ; chez les Corylées, la section semi-circulaire avec parenchyme également différencié de part et d'autre des deux épidermes montre que la feuille s'est incomplètement repliée tout en s'épaississant régulièrement ; chez les Fagées, le reploiement est plus complet, et il est suivi d'une invagination qui est précisément la fente conductrice ; les faisceaux libéroligneux attestent aussi par leur disposition l'origine foliaire du style.

CHAPITRE IV

LES OVULES. FÉCONDATION ET AVORTEMENT

Parmi les auteurs qui ont étudié l'embryologie des Cupulifères, il convient de citer tout d'abord Navaschine (1). Dans sa publication qui a trait au *Corylus Avellana*, il donne, de l'ovule de cette espèce, une description complète et suit en même temps son développement jusqu'après la fécondation. M. Benson (2)

(1) S. Navaschine, *Zur Entwickelungsgeschichte der Chalazogamen Corylus Avellana*, Saint-Pétersbourg, 1899.

(2) M. Benson, *loc. cit.*

a fait aussi sur quelques Cupulifères quelques études intéressantes.

Dans l'ovule arrivé à maturité, se trouvent plusieurs sacs embryonnaires présentant la constitution typique de ceux des Angiospermes. Jusqu'au moment de la fécondation, les deux ovules de cette espèce se développent normalement et parallèlement ; puis, une fois la fécondation opérée, l'un d'eux prend une avance considérable sur l'autre; celui-ci ne constitue bientôt plus qu'un rudiment d'ovule, qui se désorganise petit à petit. L'ovule A qui s'est ainsi développé, présente un embryon déjà visible au moment où il dépasse l'autre de quelques millimètres ; on assiste alors au début de la formation de l'embryon, et il est facile de suivre toutes les phases de la division cellulaire. D'où vient que cet ovule se développe normalement à l'exclusion de l'autre ? Sont-ils fécondés tous deux ou bien l'un d'eux, seul fécondé, détermine-t-il l'avortement de l'autre ?

Chez le *Corylus Avellana*, le tube pollinique n'arrive pas directement à l'ovule par le micropyle en suivant le chemin le plus court (porodie), il passe par le placenta et le funicule et pénètre dans le nucelle par la chalaze. C'est à ce mode de pénétration particulière qu'on a donné le nom de chalazodie (1).

Examinons la disposition des ovules sur le placenta ; nous verrons ensuite quelle est leur constitution anatomique. Le *Corylus Avellana* possède un ovaire à deux loges et en définitive un ovule par carpelle ; ces ovules sont anatropes, présentent un seul tégument et un micropyle fermé.

Considérons le point d'attache du funicule au placenta ; en général l'un des ovules A (fig. 39) présente un point d'insertion situé un peu plus haut que l'autre B, en remontant vers la base des styles.

Des coupes en série, pratiquées perpendiculairement à l'axe placentaire et aux ovules, montrent que l'ovule A présente son micropyle situé à un niveau un peu plus élevé que celui de l'ovule B, le hile vrai se trouvant également surélevé, de telle sorte que la région chalazienne est située juste en face du hile ; les coupes pratiquées axialement permettent de se rendre compte de cette particularité. Dans l'autre ovule, au contraire

(1) S. Navaschine, *loc. cit.*

(fig. 39, I et II), cette même région se trouve située un peu au-dessous du hile ; de cette disposition il résulte, que le tube pollinique suivra de préférence le chemin le plus court, passant d'abord en *a*, et venant déboucher du funicule en *h*. En fait, c'est l'ovule A qui se développe après la fécondation et qui présente la division caractéristique de l'oosphère consécutive à la fécondation.

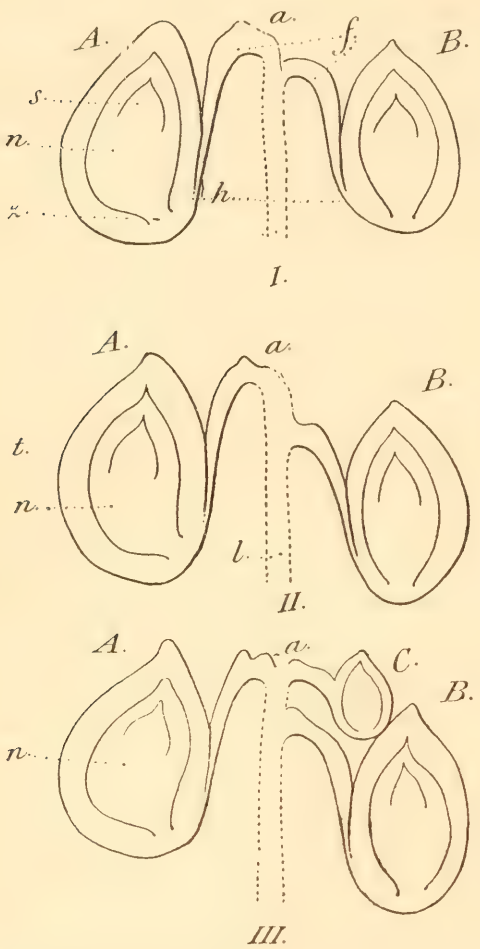


Fig. 39. — Ovules de *Corylus Avellana*. — Différentes positions de l'ovule par rapport au funicule et au placenta. — I. Cas général. — II. L'ovule *B* est situé sur le placenta bien au-dessous de l'ovule *A*. — III. Un ovule dans un carpelle, deux ovules dans l'autre ; *A* et *B*, ovules ; *a*, base des styles ; *f*, funicule ; *z*, chalaze ; *t*, tégument ; *h*, hile vrai ; *s*, sacs embryonnaires ; *l*, placenta ; *n*, nucelle.

Lorsque les ovules paraissent insérés au même point (il n'y a jamais opposition complète entre les deux points d'insertion), la disposition du hile par rapport à la chalaze reste la même.

Un troisième cas peut se produire : c'est celui de deux ovules dans un carpelle et d'un ovule dans l'autre (de deux ovules quelquefois). Dans ce cas la figure (39, III) montre que l'ovule fécondé qui doit se développer est l'ovule A dont le point d'insertion est plus relevé sur le placenta : c'est ce qui se produit en effet.

Assez souvent, un des deux ovules présente, avant la fécon-

dation, un développement plus avancé que l'autre : c'est l'ovule A, qui offre ses sacs embryonnaires nettement différenciés peu de temps avant l'autre ; mais ce cas n'est pas général ; on verra que, chez les Fagées, il en est autrement.

On sait que, chez les *Corylus Avellana* et *Carpinus Betulus*, la pollinisation a lieu bien avant la maturité de l'ovaire ; on peut trouver en effet un ou plusieurs tubes polliniques dans le funicule avant que les ovules soient complètement différenciés ; on pourrait prétendre alors que la considération du tube pollinique arrivant le premier dans le sac embryonnaire pour féconder l'oosphère n'a plus sa raison d'être, étant donné le temps assez long qui sépare la pollinisation de la fécondation. Mais il faut considérer que le trajet du tube pollinique dans le nucelle est compliqué et dure fort longtemps ; d'autre part, il s'écoule un temps appréciable entre la fécondation de l'oosphère et la division du noyau de cette cellule (Navaschine). Ces considérations expliquent pourquoi le tube pollinique arrivant le premier dans le funicule et dans la chalaze peut ne féconder l'oosphère que plusieurs semaines plus tard (Treub).

Le deuxième ovule peut-il être fécondé ? Oui, car aucun empêchement n'existe à la fécondation. S'il subit un arrêt de développement, cela tient surtout à ce que la fécondation de l'ovule A détermine chez cet ovule, par suite d'un processus encore peu connu, une excitation qui fait que le premier ovule fécondé se développe physiologiquement aux dépens de l'autre.

On note parfois dans l'ovule B un commencement de division de l'oosphère, mais en général cette division ne se poursuit pas : exceptionnellement néanmoins, l'ovule B peut s'accroître et poursuivre son développement parallèlement à l'ovule A ; c'est alors que la fécondation de cet ovule a suivi de près celle de l'ovule voisin.

Parmi les sacs embryonnaires, lequel est généralement fécondé ? Chez le *Corylus Avellana*, celui qui se trouve situé du côté du micropyle se développe le plus souvent ; quelquefois c'est, au contraire, le plus inférieur qui se développe après la fécondation.

Dans le Charme, qui présente une disposition des ovules analogue à celle du Noisetier, le sac embryonnaire le plus inférieur est souvent fécondé, et comme l'oosphère occupe de

par la situation même du sac une position excentrique par rapport à l'ovule, l'embryon qui en dérive n'est pas axial et le suspenseur s'insère sur le côté de la paroi nucellaire.

Fagées. — Les Fagées présentent un ovaire à plusieurs loges, au nombre de trois (*Fagus*, *Quercus*), de six (*Castanea*). Les ovules sont au nombre de deux par carpelle. Dans le *Castanea vulgaris*, de même que dans le *Fagus silvatica*, les ovules, au moment de la maturité de l'ovaire, peu avant la fécondation, ne présentent pas un développement identique; un ovule par loge est plus développé que l'ovule voisin ; cette différence est très nette si l'on fait quelques coupes en série, les unes transversales perpendiculairement au placenta, les autres longitudinales dans les ovules, pris deux à deux. En prenant comme type le *Fagus silvatica*, désignons les ovules les plus développés avec sacs embryonnaires bien nets par A, B, C, en réservant la dénomination *a*, *b*, *c* aux autres. On aura, pour une loge par exemple, *a*A, pour une autre *b*B, pour une troisième *c*C.

Les ovules, dans chaque loge, s'insèrent à peu près au même point sur le placenta, mais en ce qui concerne les ovules A, B, C, il y a une insertion légèrement différente, les divers points d'insertion sont disposés suivant une petite ligne spiralée. Nous revenons alors au cas du *Corylus* et du *Carpinus*, car un des ovules A, B ou C, est légèrement inséré plus haut que les deux autres ; de plus, son développement est souvent plus avancé. C'est l'ovule qui sera fécondé le premier en général; ici, il faut remarquer que le cas d'une fécondation d'un autre ovule de la même série A, B, C est plus commun que dans les *Corylus* ou *Carpinus*. Il n'est pas rare, en effet, de trouver des fruits à deux graines; quelquefois l'ovule A et l'ovule B se développent parallèlement jusqu'à la maturité; d'autres fois, l'un d'eux présentant les premiers stades de la division de l'oosphère cesse de croître après avoir suivi le développement de l'autre pendant un certain temps.

Quoi qu'il en soit, il est à remarquer que la série *a*, *b*, *c* ne donne pas d'ovules développés normalement. Ici l'intervalle qui sépare la pollinisation de la fécondation est beaucoup plus réduit que chez les *Corylées*.

La fécondation détermine, comme chez les *Corylées*, une

excitation qui provoque le développement de l'ovule aux dépens des ovules voisins, fécondés ou non.

Conclusion. — En résumé, on peut dire que la fécondation peut s'opérer indistinctement dans tous les ovules des Cupulifères. Une disposition particulière de l'ovule par rapport au funicule et une différenciation plus précoce des sacs embryonnaires permettent au tube pollinique de féconder l'oosphère dans le minimum de temps. L'ovule, fécondé le premier, se développe normalement aux dépens des autres, fécondés ou non, par suite d'une excitation consécutive à la fécondation.

CHAPITRE V

L'EMBRYON

Avant de commencer l'étude de l'embryon, je vais donner ici un aperçu du procédé que j'ai employé pour en faire l'étude anatomique.

Toutes les coupes ont été faites au microtome, donnant des séries complètes de coupes successives ; il est souvent utile d'étudier les coupes en séries et de les examiner sous la plus petite épaisseur possible. Le principal avantage du procédé que je vais décrire, c'est de pouvoir examiner sur la même lame de verre toutes les coupes traitées au préalable par les réactifs convenables.

La lame de verre est recouverte d'une très petite quantité d'albumine glycérinée (il suffit de passer le doigt à peine humecté et de frotter jusqu'à ce que la lame soit sèche) ; on ajoute ensuite de l'eau distillée en excès ; puis on dispose la série des préparations incluses sur la lame ainsi préparée. On chauffe ensuite la platine à une température légèrement inférieure au point de fusion de la paraffine, puis beaucoup plus longtemps, de une demi-heure à trois quarts d'heure, à une température légèrement supérieure au point de fusion.

On porte ensuite la lame, mise dans une boîte en verre, à l'étuve et on l'y laisse de un à deux jours ; ici encore il importe de dépasser légèrement la température à laquelle fond la paraffine employée

L'ordre des traitements que l'on fait subir à la série ainsi préparée est le suivant :

1° xylol ; 2° alcool absolu ; 3° alcool 80° ; 4° alcool 70° ; 5° eau distillée.

On laisse les préparations cinq minutes environ dans chaque bain. Sur la lame à plat sortant de l'eau distillée, on verse ensuite avec le compte-gouttes, de l'hypochlorite de soude étendu d'un tiers d'eau (dix, quinze minutes), puis de l'hypochlorite pur (deux minutes). Le traitement complet à l'hypochlorite ne peut dépasser deux heures ; en général, quinze à vingt minutes suffisent. Si la série a été bien collée suivant les indications ci-dessus, aucune coupe ne doit se détacher de la lame. On continue ensuite à traiter les coupes suivant le procédé habituel, en les faisant passer successivement dans les bains suivants :

Potasse ; eau acétique forte ; eau acétique faible ; eau distillée ; alcool ; colorant.

Pour toutes ces manipulations dont la durée pour chaque bain ne doit pas dépasser un quart d'heure, il importe de placer de champ la lame dans les différents bains.

On colle au baume de Canada, comme à l'ordinaire, et on a sur une seule lame toutes les coupes de la série, qui doivent être au complet si l'opération a été bien conduite.

Développement de l'embryon.

Le développement de l'embryon se fait chez les différentes espèces d'une façon presque analogue. On envisagera successivement les *Corylées* et les *Fagées* en prenant comme type dans chaque groupe, d'une part le *Carpinus Betulus*, d'autre part le *Quercus Robur*.

Corylées. — Si l'on fait une coupe longitudinale axiale d'un ovule de Charme, quelque temps après la fécondation, on remarque un embryon quelquefois axial, quelquefois légèrement rejeté sur le côté du nucelle. Il est constitué par une masse sphérique comprenant un protoplasma abondant, avec noyaux riches en nucléoles. Cet embryon est relié au sommet du nucelle par quelques cellules allongées dans le sens axial et en continuation directe avec lui ; ces cellules constituent le suspenseur,

très réduit, dont l'épiderme se continue avec celui de l'embryon; c'est en effet l'épiderme qui se différencie le premier; le suspenseur ne persiste pas longtemps; au moment où les cotylédons commencent à se différencier, ses cellules disparaissent et l'embryon reste libre dans le nucelle.

Le parenchyme de l'embryon reste homogène quelque temps après la fécondation, l'assise épidermique seule se différencie : elle est constituée par des cellules régulièrement polyédriques, légèrement allongées tangentiellement : seule, la forme de l'embryon varie; de sphérique, sa masse devient ovoïde, puis, par croissance intercalaire et basifuge, il différencie à son extrémité deux renflements, qui sont les deux rudiments des cotylédons.

Leur épiderme est en continuité directe avec celui de l'axe hypocotylé et les deux branches laissent entre elles un espace réservé à la future gemmule. Tout le reste du nucelle est occupé par des cellules polyédriques à gros noyaux en voie de division. Ce sont des cellules de l'albumen transitoire, qui sera digéré par les cotylédons au fur et à mesure de leur développement.

Une coupe, pratiquée parallèlement aux jeunes cotylédons, à un stade plus avancé, permet de se rendre compte de la différenciation précoce des cordons procambiaux, futures nervures des cotylédons. La formation de ces cordons procambiaux est la suivante : des cellules se groupent sur les bords du parenchyme cotylédonaire confinant à la zone sous-épidermique, elles s'allongent en files obliques ou transversales. Ce n'est que plus tard que les cordons s'orientent d'une façon définitive, de manière à constituer les nervures caractéristiques de la feuille cotylédonaire.

L'extrémité de ces cordons se raccorde avec le parenchyme polyédrique du cotylédon par des cellules intermédiaires non allongées. L'ensemble de ces cordons procambiaux est d'un aspect foncé, qui résulte de l'épaississement de leurs parois et du tassement de leurs cellules dans une même direction.

Au fur et à mesure de leur différenciation, les noyaux se rapprochent des parois et, petit à petit, finissent par disparaître, c'est sur l'emplacement de ces cordons que se différencieront les vaisseaux du bois et du liber.

On verra par la suite que, dans les cotylédons, la marche de la différenciation des éléments vasculaires se poursuit plus rapidement que dans le reste de l'embryon. Le parenchyme cotylédonaire est formé de grandes cellules polyédriques avec un épiderme interne différent de l'épiderme externe. Les cellules de cet épiderme interne sont allongées tangentiellement, elles sont d'ailleurs de plus grandes dimensions que celles de l'épiderme opposé. Les faisceaux libéro-ligneux non encore différenciés en bois et en liber sont répartis dans ce parenchyme suivant la disposition qu'ils auront dans la feuille (1).

Dans la graine mûre, leur orientation est définitive, mais leur différenciation n'est pas encore établie. Quelques tubes criblés apparaissent seulement çà et là ; quant aux vaisseaux ligneux, ils ne sont encore qu'ébauchés, et leurs parois cellulaires prend à peine les teintes des réactifs caractéristiques du bois ; quant à la forme des vaisseaux, elle n'est pas non plus caractéristique.

On verra plus loin que chez les Fagées, la différenciation des éléments vasculaires est bien plus précoce.

Une coupe transversale pratiquée dans l'axe hypocotyle de la graine mûre, permet de distinguer les trois zones caractéristiques : un épiderme, un parenchyme cortical et un parenchyme central. Ce parenchyme central est formé de cellules plus petites qui est l'anneau procambial sur l'emplacement duquel se différencieront les faisceaux libériens et ligneux. Les cellules du parenchyme cortical sont disposées tangentiellement et radialement ; les unes sont régulièrement polyédriques, les autres à parois arrondies et légèrement épaissies.

Quant à l'épiderme, ses cellules présentent en général un allongement radial prédominant.

Fagées. — Le développement de l'embryon est à peu près identique chez les *Fagées* et les *Corylées* jusqu'au moment où la graine approche de la maturité. L'embryon de *Quercus Robur* notamment présente une masse homogène au début, formée de cellules à gros noyaux en voie de division active. Comme chez le *Carpinus*, l'épiderme se différencie de bonne heure. Le sus-

(1) Godfrin, *Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, 1884-1885, p. 5).

penseur, rudimentaire comme celui du Charme, persiste plus longtemps que ceux du *Fagus* et du *Castanea* ; on en voit encore les traces quelques semaines avant la maturité de la graine.

Au fur et à mesure que les cotylédons se développent, les cordons procambiaux commencent à se différencier et les cotylédons n'ont pas encore atteint le tiers de leurs dimensions définitives que déjà on distingue les futures nervures foliaires. Elles apparaissent ici, comme chez le Châtaignier, de très bonne heure, plus tardivement chez le *Fagus*.

Environ six semaines avant la maturité de la graine, on trouve une structure de l'embryon identique à celle du Charme ; mais à partir de ce stade du développement de la graine, on va noter une différence très importante, qui consiste dans l'apparition prématurée du liber et du bois. Les embryons des *Corylées* ne présentent point de vaisseaux nettement différenciés avant la germination ; ceux des *Fagées* (le *Fagus* excepté) montrent une différenciation précoce des éléments vasculaires avant la germination.

Avant d'étudier l'embryon dans la graine mûre, on en commencera l'étude un mois avant la maturité ; il sera plus facile alors de suivre le développement comparé des cotylédons, de la tigelle et de la radicule dans l'espèce choisie : *Quercus Robur*.

A. *Un mois avant la maturité.* — Les cotylédons sont constitués par un parenchyme formé de cellules arrondies au centre, polyédriques et à méats dans la région sous-épidermique.

Les faisceaux libéroligneux non encore complètement différenciés présentent un parenchyme constitué par de petites cellules cloisonnées dans tous les sens : les unes sont polyédriques, d'autres tabulaires, d'autres allongées et obliques. Une coupe transversale pratiquée quelques jours plus tard permet de suivre la formation des vaisseaux. Le premier vaisseau annelé apparaît au centre de ce cordon procambial (fig. 40), d'autres se différencient en direction latérale puis du côté externe.

En même temps, le liber apparaît *nettement superposé* aux vaisseaux ligneux. Les tubes criblés sont peu nombreux, on en

remarque quelques-uns dans la région inférieure et moyenne des cotylédons ; les cellules qui constituent le liber sont petites, aplaties, à contours sinueux, plus rarement polyédriques (40).

En dehors de cette formation du tissu vasculaire sur l'emplacement même des éléments procambiaux, il en est une autre, indépendante de ces éléments. Lorsqu'on suit sur plusieurs coupes en séries le développement des faisceaux, on peut faire les constatations suivantes. Dans le parenchyme cotylédonaire, un groupe de cellules quelconques se divisent et donnent directement des vaisseaux ligneux et libériens, les premiers existant assez souvent seuls.

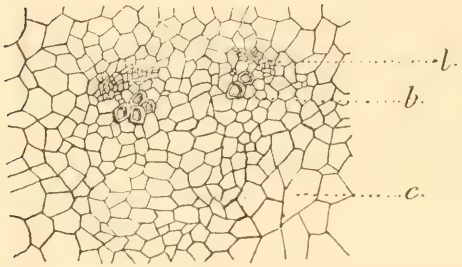


Fig. 40. — Coupe transversale d'une portion de cotylédon de *Quercus Robur* : *b*, bois ; *l*, liber superposé au bois *b* ; *c*, parenchyme cotylédonaire (un mois avant la maturité de la graine).

Les coupes pratiquées à différents niveaux sur la moitié d'un cotylédon de *Quercus* ont montré l'existence de douze à quinze zones ainsi différenciées en faisceaux libéroligneux ou simplement ligneux.

Sur l'emplacement du tissu procambial primitif, le liber et le bois apparaissent simultanément ; dans ces faisceaux supplémentaires, le bois apparaît d'abord et le liber ensuite, quand il existe.

Quel est le rôle de ces faisceaux supplémentaires ? Il est probable qu'il faut voir dans leur différenciation une cause purement physiologique. Le Chêne présente en effet une graine exalbuminée avec des cotylédons volumineux contenant des quantités considérables de réserves amylacées. Or, ces réserves subissent déjà, même avant la germination, un commencement de digestion. Les faisceaux normaux étant insuffisants pour assurer le transport des matières nutritives issues de la digestion vers l'axe hypocotylé, il s'en forme d'autres, d'après le processus indiqué. Il est évident que la différenciation hâtive de l'embryon et la présence de nombreux cribles dans la tigelle donnent raison à cette hypothèse. D'ailleurs, ces faisceaux anor-

maux sont transitoires et sur plusieurs coupes faites à un stade du développement plus avancé, on note leur disparition sur place.

L'axe hypocotylé, étudié au même stade de développement que le cotylédon, présente nettement les trois régions caractéristiques : parenchyme cortical, anneau procambial, moelle. L'épiderme est formé de cellules régulièrement polyédriques, un peu allongées radialement, puis vient un parenchyme formé de cellules polyédriques avec méats, sphériques dans les parties sous-jacentes. L'anneau procambial n'est pas continu ; il est fragmenté en autant d'îlots qu'il y aura de faisceaux à la maturité de la graine. Ces îlots comprennent un parenchyme serré analogue à celui des faisceaux procambiaux des cotylédons, entre eux se trouve du conjonctif avec cellules à dimensions moins réduites.

Enfin la moelle est constituée par des cellules sphériques avec méats.

Dans l'anneau procambial se différencient déjà, du côté externe des îlots, des tubes criblés nettement mis en évidence après traitement à la potasse. La radicule se distingue de suite de la tigelle par l'absence d'épiderme. Les cellules qui la limitent sont allongées tangentiellement ; quant aux autres régions, elles correspondent à la tigelle, bien qu'étant plus réduites. L'anneau procambial est interrompu également en certains points et remplacé par du conjonctif plus serré que celui de la tigelle : c'est sur cet emplacement que se différencieront plus tard les vaisseaux du bois.

B. *Graine mûre.* — Dans les cotylédons (fig. 41, I et II) le faisceau libéroligneux est complètement formé et l'assise génératrice est déjà différenciée, les vaisseaux annelés et spiralés sont disposés en files radiales avec du liber qui leur est directement superposé ; cette disposition est particulièrement typique dans le pétiole cotylédonaire (fig. 41). Quant à l'assise génératrice, elle se forme selon le processus habituel, le cloisonnement tangentiel des cellules se fait d'abord dans la zone comprise entre le bois et le liber déjà formé, mais reste limité à cette région.

L'axe hypocotylé présente maintenant des vaisseaux nette-

ment différenciés. Le premier vaisseau ligneux qui apparaît se forme entre les îlots procambiaux, en alternance avec les tubes

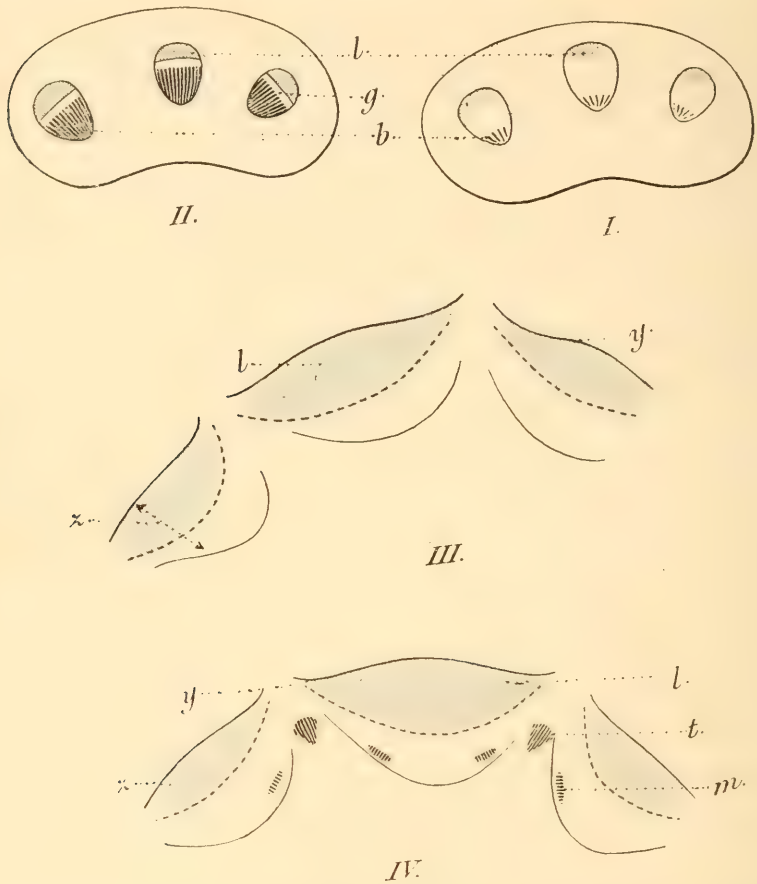


Fig. 41. — I et II. Pétiole cotylédonaire de l'embryon de *Quercus Robur*. — Coupe schématique : I. (Avant la maturité de la graine) ; II. (A la maturité de la graine). Le faisceau libéroligneux est représenté avec le liber *l* et bois *b*, complètement différencié et avec assise génératrice *g* en II. — III et IV. Axe hypocotylé. — Coupe schématique au tiers supérieur : III. (Avant la maturité de la graine) ; IV. (A la maturité de la graine) ; *y*, péricycle ; *l*, liber (tubes criblés) ; *z*, tissu procambial ; *t*, protoxylème en régression au 5e jour de la germination ; *m*, métaxylème.

criblés préexistants ; peu à peu ils s'en forme d'autres et l'ensemble se présente sous la forme de petits paquets formés de cellules petites à parois très épaisses, fortement colorés par les réactifs de la lignine. Un peu après, il se forme d'autre bois, celui-ci en structure superposée latéralement, les cellules

qui le constituent sont plus grandes et les parois moins épaissies (fig. 41, III et IV). L'axe hypocotylé présente donc à un moment donné, et pendant un temps très court, une structure alterne simple, puis une structure double comprenant du bois alterne en direction radiale et des vaisseaux ligneux formés sur l'emplacement du tissu procambial et superposés latéralement au liber (fig. 41, IV). Ces vaisseaux superposés au liber se différencient d'abord latéralement, dans le sens centripète. Localement, en face des faisceaux libéroligneux qui commencent à se dessiner, on remarque la formation du métaxylème. Ce n'est que du cinquième au dixième jour de la germination que ce bois de deuxième formation se différencie dans le sens centrifuge en face du liber préexistant (1).

Une coupe transversale pratiquée dans la partie moyenne de la radicule montre quelques tubes criblés, situés à la partie externe du tissu procambial ; ces tubes criblés, encore nombreux dans la partie intermédiaire comprise entre la tigelle et la radicule, diminuent au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité de la radicule ; dans cette région intermédiaire, on note l'apparition de quelques vaisseaux du bois peu nombreux, disposés en alternance avec le liber. Quant à la radicule, elle ne présente pas encore d'éléments ligneux différenciés.

On voit déjà que, bien avant la germination, le développement de l'embryon est nettement accusé ; ce fait a déjà été constaté pour quelques espèces.

Castanea vulgaris. — La structure de l'embryon de Châtaignier est la même que celle du Chêne, en le considérant aux mêmes stades que ceux qui viennent d'être décrits. On assiste pareillement au développement accéléré du cotylédon bien avant la maturité de la graine ; les faisceaux libéroligneux se différencient de la même façon dans les cotylédons ; on constate ici un nombre plus restreint des faisceaux supplémentaires, signalés à propos du Chêne ; leur structure est identique ainsi que leur mode de formation. Quant à la disposition primitive du bois par rapport au liber, elle est toujours la même : il y a superposition des éléments vasculaires sans aucune alternance.

(1) Voir G. Chauveaud, *Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot* (Voy. *Index bibliographique*).

Dans l'axe hypocotylé, on remarque, comme dans celui du Chêne, une différenciation première des tubes criblés, puis une structure superposée latérale. Au même stade du développement les cotylédons présentent leurs faisceaux libéroligneux nettement différenciés, avec commencement de différenciation de l'assise génératrice (fig. 41, I et II). Par contre, la radicule, dont le développement est toujours tardif, ne contient que quelques tubes criblés sans aucun vaisseau.

L'analogie est donc très grande entre ces deux espèces : elle se poursuit d'ailleurs au cours de la germination.

Les caractères principaux résumés de cette étude sur l'embryon des *Corylées* et des *Fagées* sont les suivants. L'embryon se développe d'une façon analogue dans les deux groupes, depuis la fécondation de l'ovule jusqu'au moment où les cotylédons sont complètement formés (un mois avant la maturité, environ). Il est pourvu d'un suspenseur très réduit, qui reste rudimentaire et disparaît bientôt (excepté chez le Chêne). La résorption de l'albumen a lieu de fort bonne heure et les cotylédons épais et à réserves nombreuses (*Quercus Castanea*), moins épais et moins développés (Corylées et *Fagus*), se différencient toujours en premier.

Chez les Corylées et chez les *Fagus*, l'embryon ne présente aucune formation de vaisseaux ligneux jusqu'à la maturité. Seul le *Fagus silvatica* présente quelques cribles dans la tigelle.

Le *Quercus Robur* et le *Castanea vulgaris* accusent au contraire une différenciation précoce de leurs éléments vasculaires. Ils présentent même des vaisseaux supplémentaires dans les cotylédons, qui disparaissent sur place à la germination.

On assiste donc à une accélération très marquée dans la différenciation des éléments vasculaires, cette accélération étant toujours nettement basifuge dans les cotylédons (1).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les recherches précédentes sur les fleurs, les fruits et l'embryon des Cupulifères permettent d'établir les caractères parti-

(1) Voir, à ce sujet, G. Chauveaud, *Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot* (Bull. Mus. Hist. nat., 1901, n° 1, p. 23).

culiers des espèces décrites en même temps que ceux des groupes auxquels elles appartiennent.

L'étude comparée de la bractée, de l'écaille de bourgeon et de la cupule montre quelles sont les modifications successives qui se sont produites dans la feuille au fur et à mesure de sa différenciation en organe de protection et de soutien. Chez une même espèce, on note, au cours de cette différenciation, un accroissement prédominant de la bractée du côté de sa face interne ; la formation de sclérenchyme périvasculaire, d'abord restreint (bractée), développé en arc autour des faisceaux (écaille des bourgeons), formant ensuite un anneau complet (cupule).

Dans le Charme comme dans le Noisetier, il y a une zone de localisation de cristaux d'oxalate de chaux sous l'épiderme et à des profondeurs différentes selon les espèces. Chez les Fagées, cette zone se trouve localisée entre les vaisseaux et non plus sous l'épiderme.

La cupule de *Fagus silvatica*, de même que celle de *Castanea vulgaris*, est constituée par la soudure, bord à bord, des quatre bractées des fleurs secondaires auxquelles viennent se souder huit stipules ou bractéoles alternant entre elles et opposées aux bractées de cette fleur. Dans la cupule de *Fagus*, on assiste au dédoublement du faisceau le plus interne.

L'origine foliaire de la cupule n'est donc pas douteuse.

Par leur parenchyme cellulosique, dans lequel sont disséminés des îlots de sclérenchyme, le *Castanea* et le *Quercus* se distinguent du *Fagus* dont le parenchyme est totalement sclérifié. Il existe pour chacun des organes étudiés et pour chaque espèce considérée des caractères spécifiques très nets.

Le développement de l'anthère se poursuit d'une façon identique chez les deux groupes. Dans toutes les espèces étudiées, la division de l'assise sous-épidermique donne quatre assises dont une seulement, l'assise mécanique, persiste à la maturité. Celle-ci présente des caractères communs à toutes les espèces : bandelettes cellulosiques disposées perpendiculairement aux parois et dans le sens tangentiel ; l'épiderme, lorsqu'il est lignifié (*Corylus*, *Castanea*), influe sur la déhiscence qui devient inverse. Lorsque l'épiderme reste cellulosique, la déhiscence a lieu sur

place par simple écartement des deux valves primitivement en contact (*Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*). Il n'y a pas ici de caractère différentiel des deux groupes, mais cette distinction devient évidente quand on étudie les styles.

Les styles des Corylées présentent les caractères suivants :

Absence de système vasculaire, parenchyme cellulosique avec méats, épiderme avec cellules allongées radialement au travers desquelles peut se développer le tube pollinique, cellules pouvant se résorber de façon à donner un canal central (tissu conducteur). Le style des Fagées présente un système vasculaire bien différencié, un arc de sclérenchyme périvasculaire, un tissu conducteur situé à la partie inférieure de chaque branche stylaire. Chez le *Castanea*, les différentes branches stigmatiques incomplètement soudées, déterminent plusieurs fissures conductrices ; il n'y a pas ici correspondance de ces fissures conductrices du style central avec celles des branches stylaires, comme cela a lieu chez le *Fagus* et le *Quercus*.

Les observations faites sur les ovules de Cupulifères ont montré que deux causes principales favorisent la fécondation : c'est, d'une part, le mode d'attache de l'ovule et, d'autre part, sa maturité plus ou moins avancée.

On remarque, chez les Corylées, que les ovules ne s'insèrent pas, en général, sur le placenta en deux points rigoureusement opposés : l'un A, présente un point d'insertion plus rapproché de la base des styles que celui de l'ovule B appartenant à l'autre carpelle. De plus, cet ovule A présente son hile presque opposé à la chalaze alors que le hile de l'ovule B se trouve un peu plus haut par rapport à sa chalaze.

Il est à remarquer que cet ovule A présente une maturité plus précoce que l'ovule opposé ; il se trouve alors fécondé le premier par le tube pollinique, qui suivra de préférence le chemin le plus court pour arriver jusqu'au nucelle (chalazogamie). La fécondation, déterminant une excitation du développement, aura pour conséquence l'avortement de l'ovule B, fécondé ou non.

Les ovules de Fagées pris deux à deux (un dans chaque carpelle) présentent la même disposition que ceux du *Corylus*. Ce sera l'un des ovules dont le point d'insertion se trouve le

plus rapproché de la base des styles, qui sera fécondé le premier.

On voit donc que, d'une façon générale, l'ovule fécondé et se développant à l'exclusion des autres est celui qui présente une maturité précoce, jointe à une disposition telle de son point d'insertion que le tube pollinique mette le minimum de temps à le féconder.

Le développement de l'embryon se poursuit chez les Corylées et chez les Fagées d'une façon identique; le suspenseur, toujours réduit à quelques cellules, disparaît en général quelques semaines après la fécondation (le *Quercus* excepté). Les embryons des *Corylées* ne sont pas toujours axiaux. Lorsque l'embryon est excentrique par rapport au nucelle, cela tient à ce que la fécondation a porté sur un sac embryonnaire inférieur dont l'oosphère occupe elle-même une position excentrique (Charme).

L'étude anatomique de l'embryon montre que le système vasculaire ne se différencie pas avant la germination chez le *Corylus*, le *Carpinus* et le *Fagus*. Il n'en est pas de même chez le *Quercus* et le *Castanea*. Un mois avant la maturité, les cotylédons de ces espèces présentent une différenciation très nette de leurs éléments vasculaires; le liber et le bois sont en structure superposée dans le cotylédon et dans le pétiole cotylédonaire. Indépendamment de ces vaisseaux formés sur l'emplacement du tissu procambial, il en est d'autres qui se différencient entre les cellules du parenchyme cotylédonaire; ils sont transitoires et disparaissent par régression du cinquième au dixième jour de la germination. Leur formation paraît être une conséquence des phénomènes de digestion qui se produisent dans les cotylédons bien avant la maturité.

L'axe hypocotylé présente des tubes criblés qui apparaissent en premier lieu, puis du bois en structure alterne (protoxylème) et enfin du métaxylème en structure superposée et oblique par rapport au liber néoformé. Le protoxylème disparaît quelques jours après la germination.

Les embryons du *Castanea vulgaris* et du *Quercus Robur* présentent une différenciation précoce de leurs éléments vasculaires; leur développement est basifuge dans les cotylédons.

Les considérations qui précèdent sur l'anatomie des Cupuli-

fères nous permettent de caractériser anatomiquement les groupes établis : Corylées et Fagées.

Le premier groupe est très homogène, les *Corylus Avellana* et *Carpinus Betulus* présentent des rapports très étroits, beaucoup plus que ceux qui réunissent les Fagées entre elles.

Dans ce deuxième groupe, le *Fagus silvatica* présente des caractères marqués. Le *Quercus Robur* et le *Castanea vulgaris* ont entre eux une bien plus grande analogie.

BIBLIOGRAPHIE

Baillon, *Hist. des plantes*, VI, 227, 1878.

M. Benson, Contributions to the embryology of the Amentiferæ, Part. I, *The transactions of the Linnean Society of London*, vol. III, part. X, febr. 1894.

G. Bonnier et Leclerc du Sablon, Cours de Botanique, p. 1027.

A. de Candolle, *Prodromus*, XVI, sect. II, 1864.

C. de Candolle, 1° Sur les bractées florifères. *Bulletin de l'Herbier Boissier*, VI, n° 3, p. 124-125.

— 2° Anatomie comparée des feuilles. *Mémoire Sc. phys. et Hist. nat. de Genève*, 1879, p. 443.

G. Chauveaud, Sur le passage de la structure primaire à la structure secondaire dans le Haricot. *Extrait du Bulletin du Muséum d'Hist. nat.*, 1904, n° 1, p. 23. — Disposition alterne des Chénopodiacées. *Bulletin de la Soc. de Bot. de France*, 1906, t. LIII, p. 369.

Döll, Zur Erklärung des Laubknospen der Amentaceen, p. 22, 1848.

Eichler, *Blüthendiagramme*, VII, p. 20-31, 1878.

Engler et Prantl (voir Prantl).

Guéguen, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. *Ann. Sc. anat. Bot.*, p. 62-64, Paris, 1887.

Godfrin, Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1884-85, p. 5, 97 et 129.

Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, p. 97 à 134.

Lothelier, Recherches anatomiques sur les épines et les aiguillons des plantes. *Rev. gén. de Bot.*, t. V, 1893.

S. Navaschine, 1° Zur Embryobildung der Birke. *Bull. Acad. imp. des Sc. Saint-Pétersbourg*, t, XIII, 1893.

— 2° Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulinen. *Id.*, 1894.

— 3° Zür Entwickelungsgeschichte der Chalazogamen Corylus Avellana. *Id.*, 1899.

Payer, *Fam. nat.*, 164, 1847.

Prantl, *Pflanzenfamilien*, III Teil, 1894, p. 38 et 47.

Schacht, *Beitr.* 1-36, T. S ; *Der Baum*, t. III, 1864.

Solereder, *Systematische Anatomie*, p. 895, Stuttgart, 1899. — Supplément, 1909.

Tognini, Ricerche di morphologia ed anatomia sul fiore feminile e sul frutto del Castagno. *Atti del R. Inst. dell' Univ. di Pavia*, 1892.

Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 1419.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Contribution à l'étude des Mortiérellées, par J. Dauphin 1
Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées, par C.-L. Gatin 113
Contribution à l'étude des grains d'aleurone et particulièrement des globoïdes, par J. Beauverie..... 147
Orientation de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine des Valérianacées, par Ph. van Tieghem 176
Observations sur les Diatomées, par L. Mangin..... 177
Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères, par G. Brandza..... 221
Recherches sur les Cupulifères, par L. Pauchet..... 301

TABLE DES PLANCHES ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE VOLUME

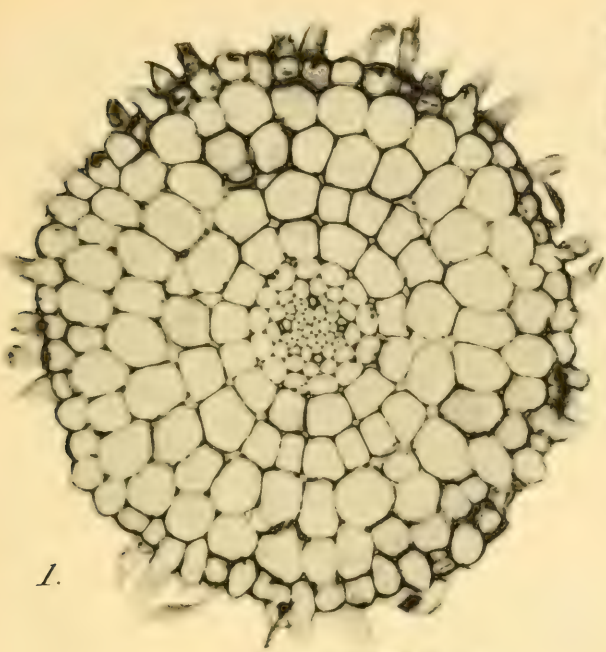
Planches I et II. — Structure de l'embryon des Cannacées et des Musacées.
Planches III et IV. — Structure des grains d'aleurone.
Planches V à XV. — Structure de l'embryon des Hypéricacées et des Guttifères.
Figures dans le texte 1 à 45. — Structure des Mortiérellées.
Figures dans le texte 1 à 34. — Embryon et germination des Cannacées et des Musacées.
Figures dans le texte 1 à 14. — Structure des Diatomées.
Figures dans le texte 1 à 41. — Structure des Cupulifères.

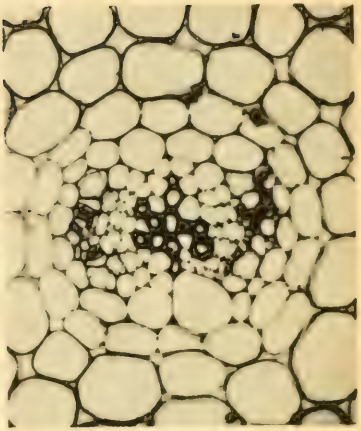
TABLE DES ARTICLES

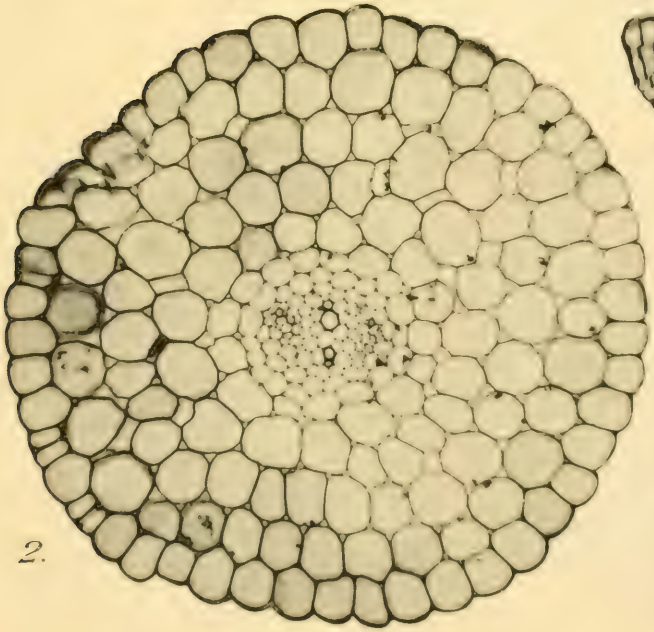
PAR NOMS D'AUTEURS

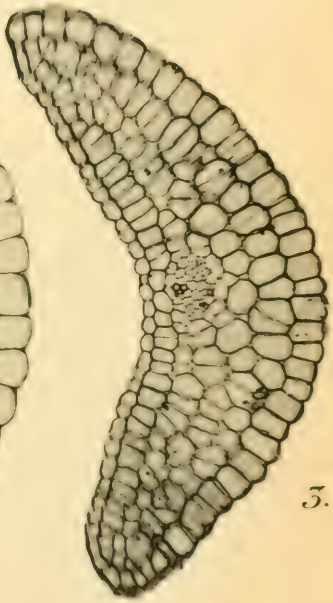
Beauverie (J.). — Contribution à l'étude des grains d'aleurone et particulièrement des globoïdes 147
Brandza (G.). — Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères..... 221
Dauphin (J.). — Contribution à l'étude des Mortiérellées..... 1
Gatin (C.-L.). — Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées..... 113
Mangin (L.). — Observations sur les Diatomées 177
Pauchet (L.). — Recherches sur les Cupulifères..... 301
Tieghem (Ph. van). — Orientation de l'ovule dans le pistil et de l'embryon dans la graine des Valérianacées..... 176

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRETE.



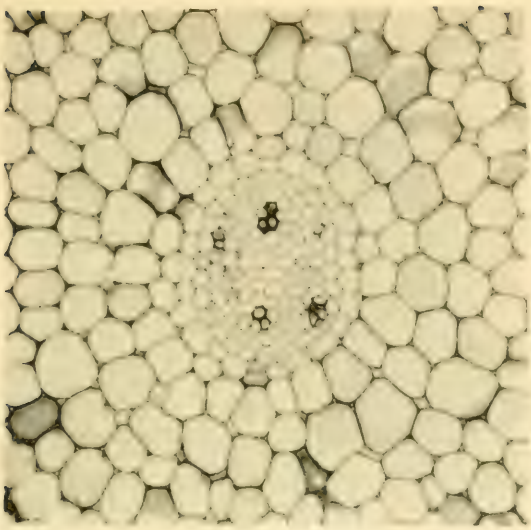




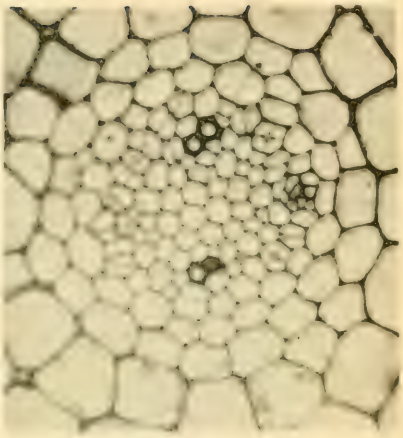


G. Brandon phot. Phototypie Berthaud, Paris.

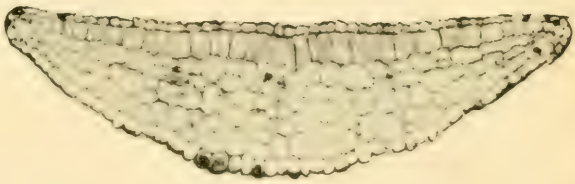
Hypéricacées.



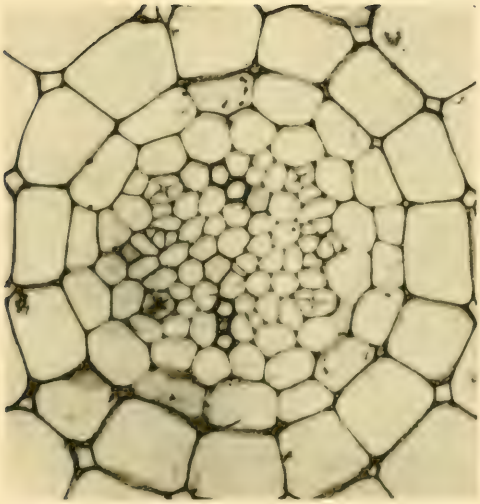
5.



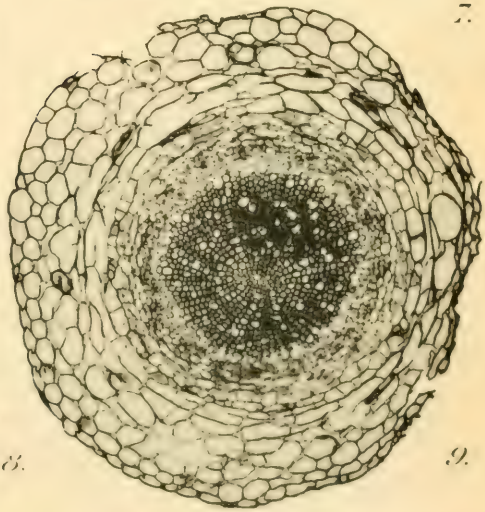
6.



7.



8.

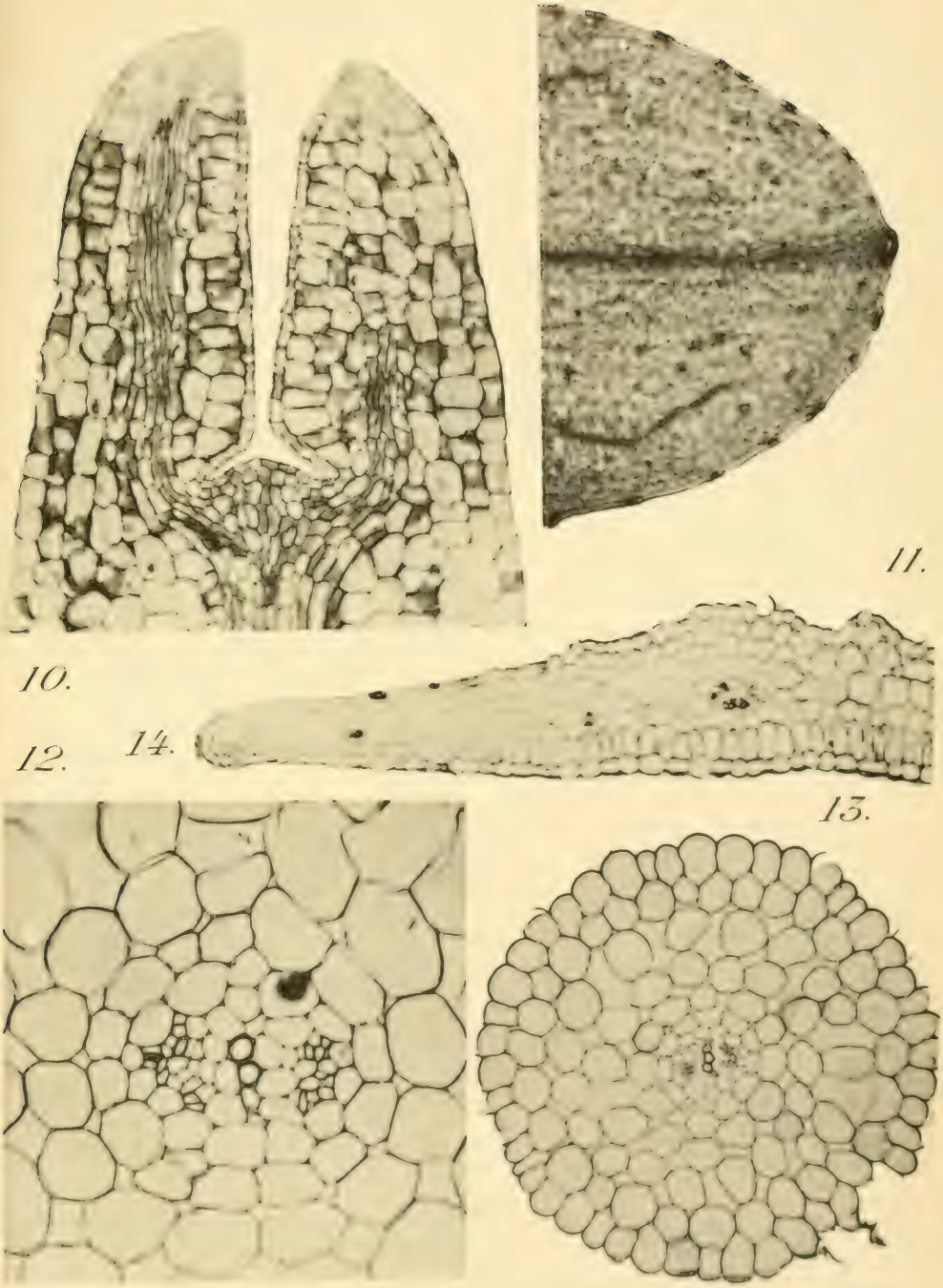


9.

G. Brandza phot. Phototypie Berthaud, Paris.

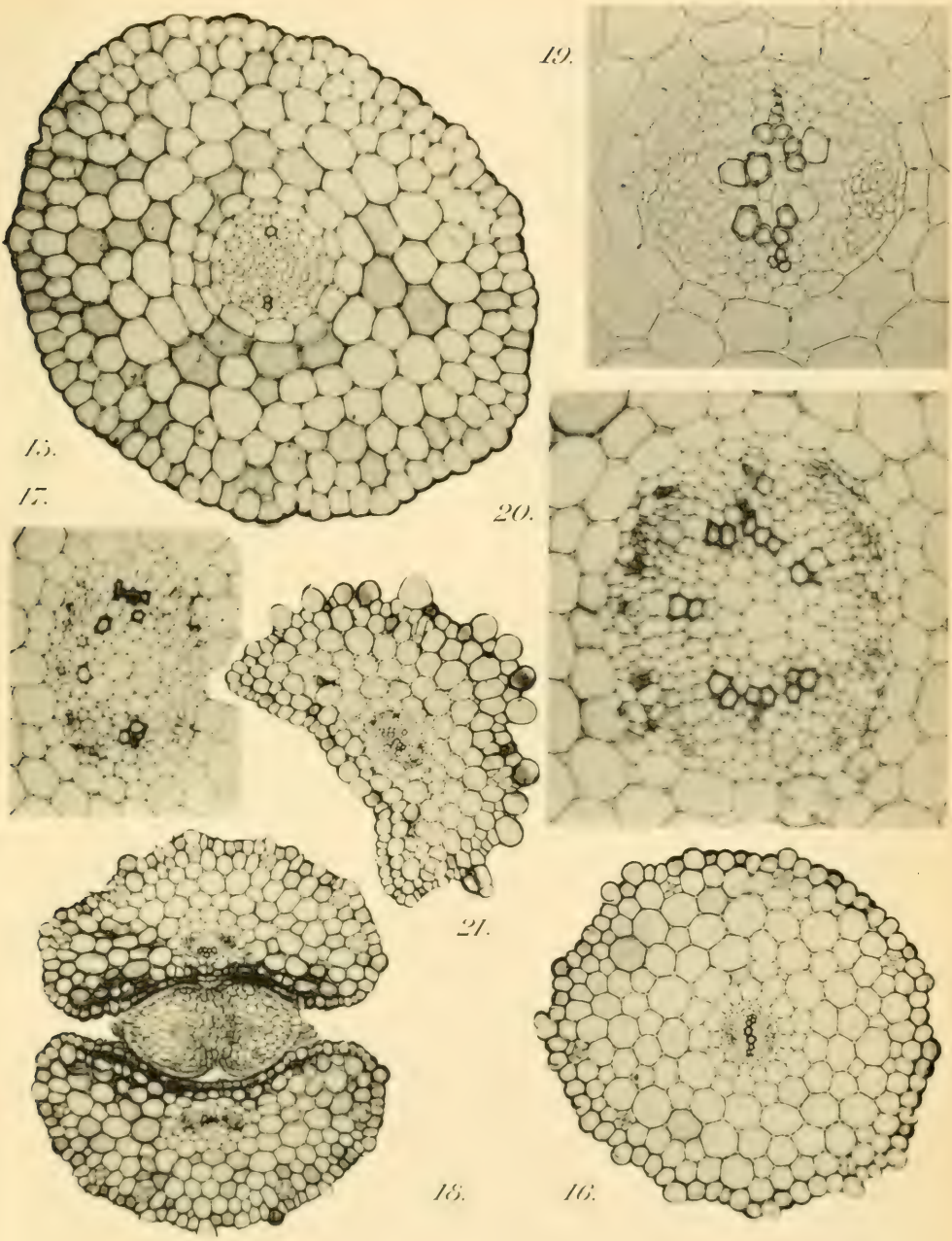
Hypéricacées.

Masson & Cie, Éditeurs.



G. Brandon pinx. Phototypie Berthaud, Paris.

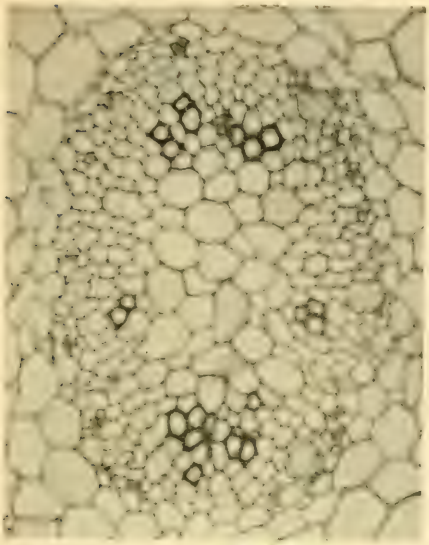
Hypéricacées.



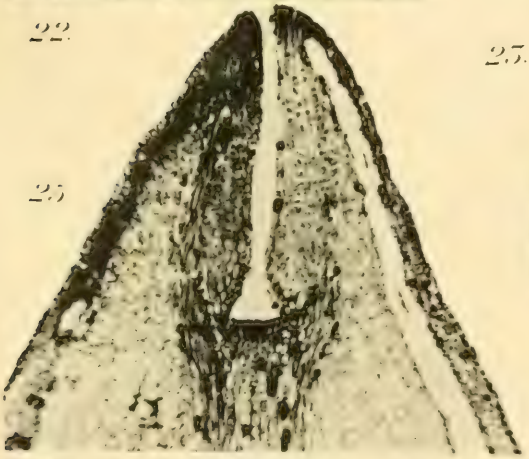
G. Brandza phot. Phototypie Berthaud, Paris.

Hypéricacées.

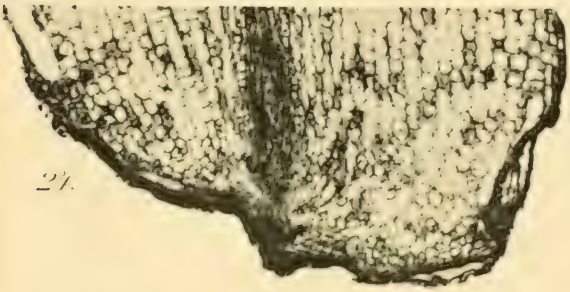
Masson & Cie, Editeurs.



22.

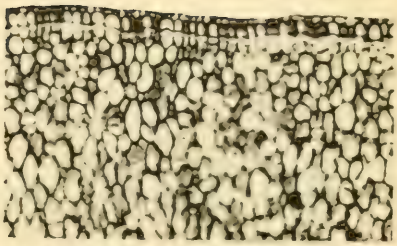


23.

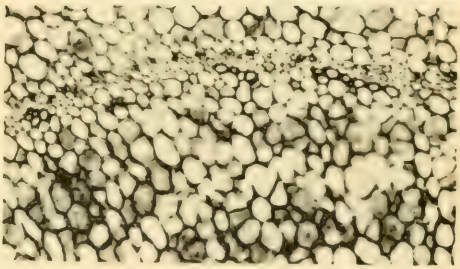


24.

26.

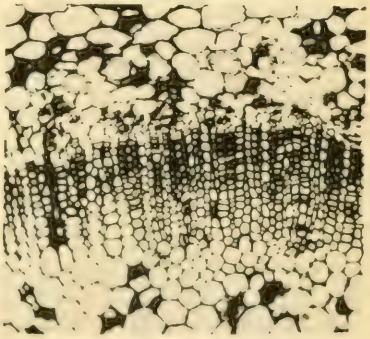


27.



25.

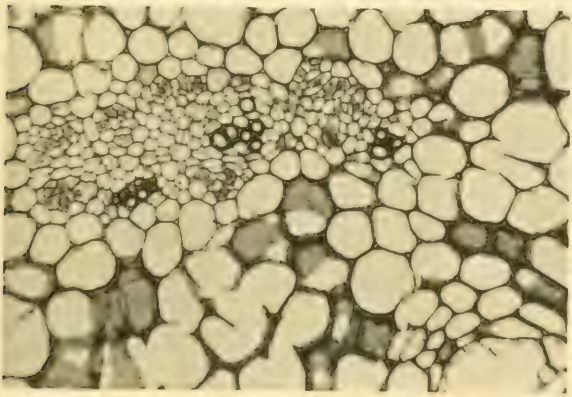
28.

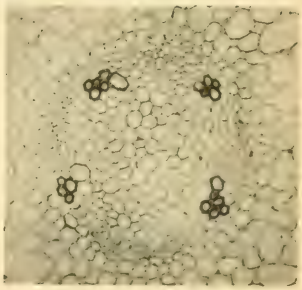


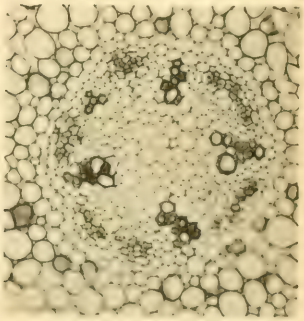
G. Brandza phot. Phototypie Berthaud, Paris.

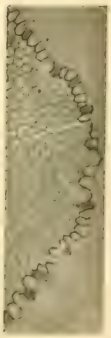
Hypéricacées (fig. 22). **Guttifères.**

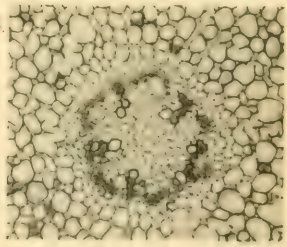
Masson & Cie, Editeurs







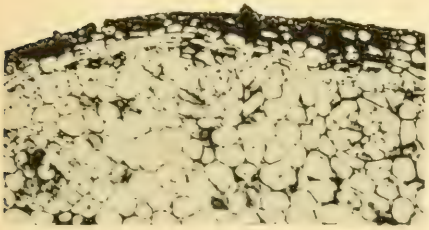




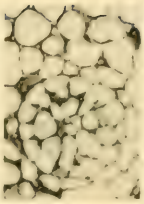
G. Brandza phot. Phototypie Berthaud, Paris.

Guttifères.

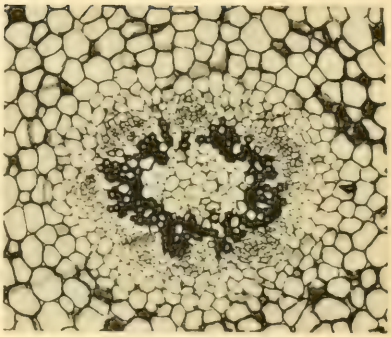
Masson & Cie, Editeurs.



38.



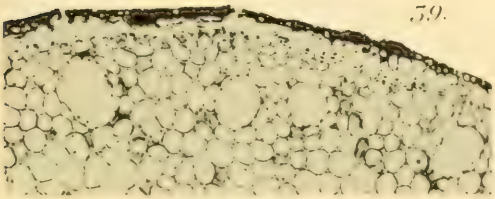
37.

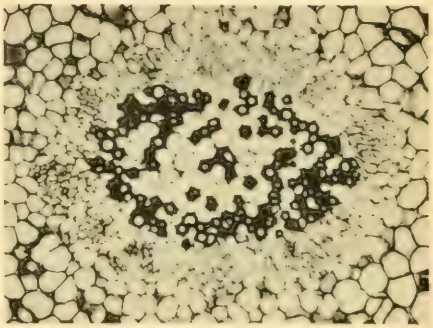


40.

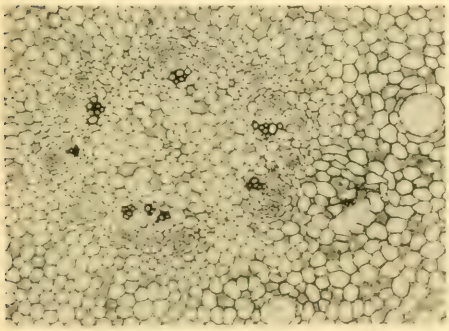
41.

39.





42.



44.

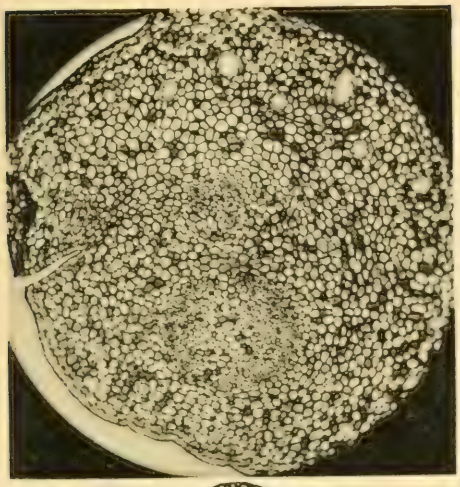
43.

G. Brandra phot.

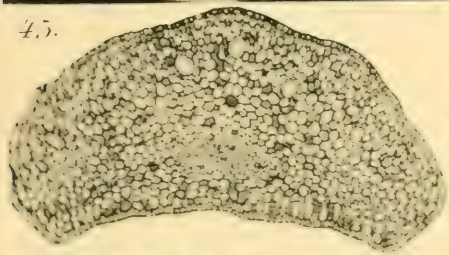
Phototypie Berthaud, Paris.

Guttifères.

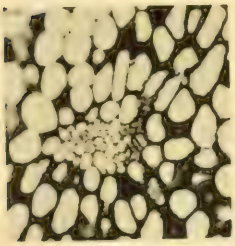
Masson & Cie Éditeurs



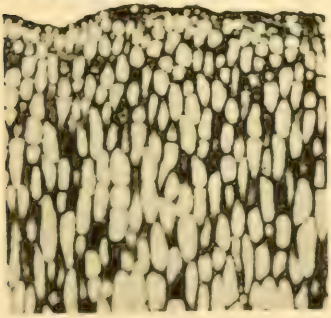
45.



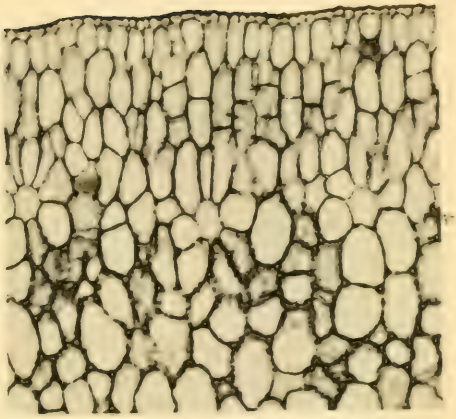
46.



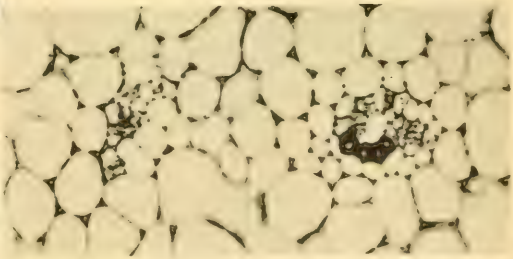
48.



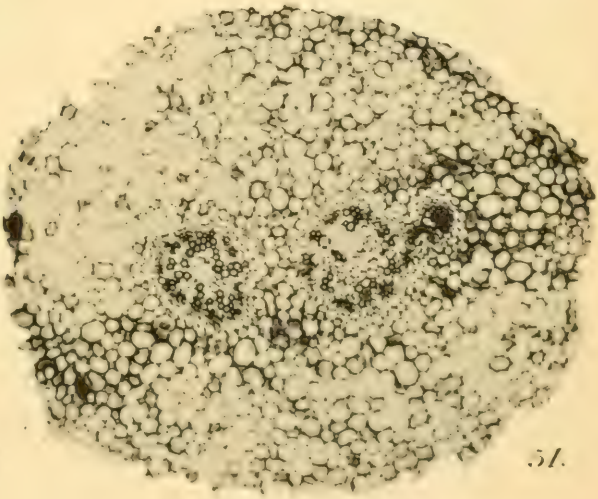
47.



49.



50.

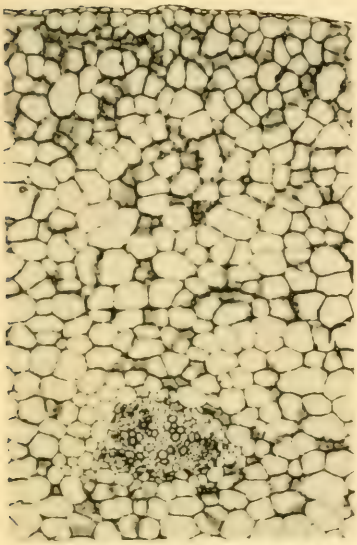


51.

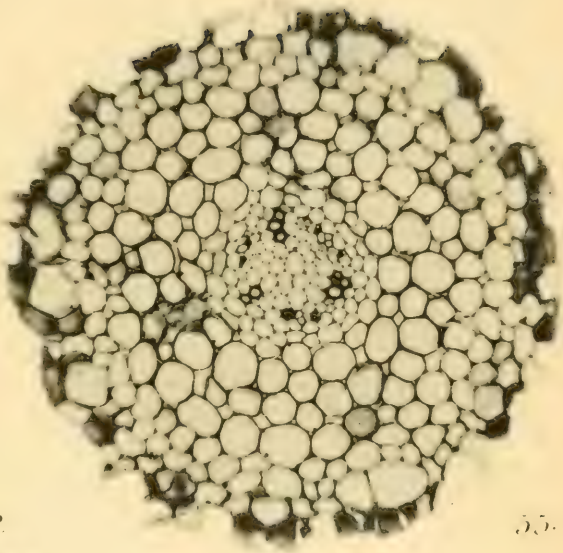
G. Brandon phot. Phototypie Bertrand, Paris.

Guttifères.

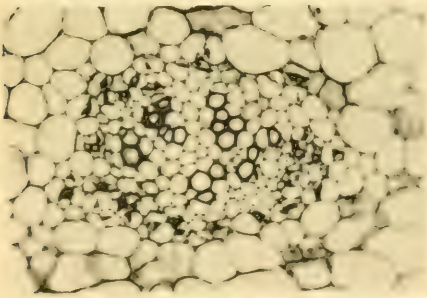
Masson & Cie Éditeurs



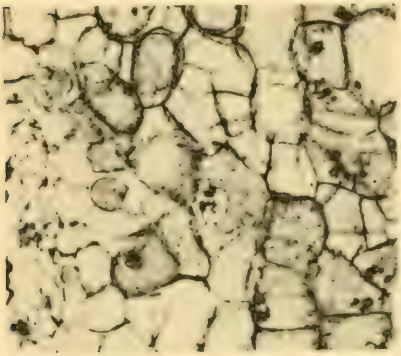
52.



55.



53.



54.

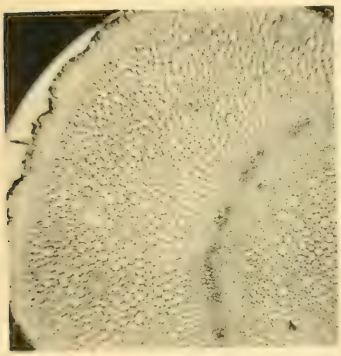
56

G. Brandza phot.

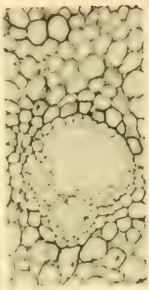
Phototypie Berthaud, Paris.

Guttifères.

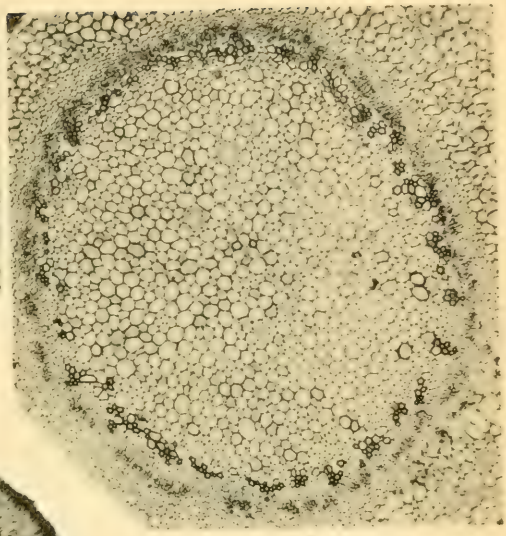
Masson & Cie, Editeurs



57.



58.

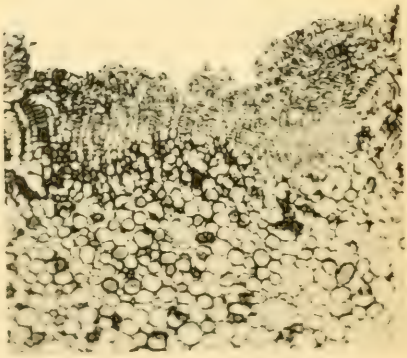


59.

60.

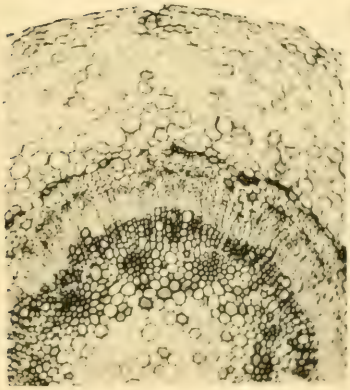
61

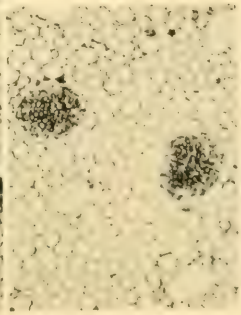
65.

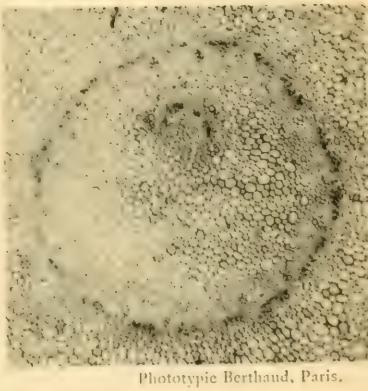


64

62.



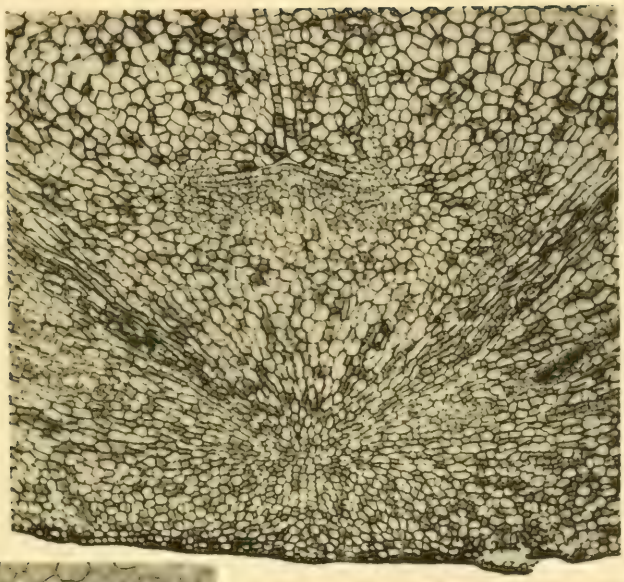




G. Brandza phot. Phototypie Berthaud, Paris.

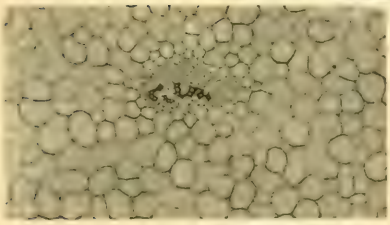
Guttifères.

Masson & Cie, Éditeurs

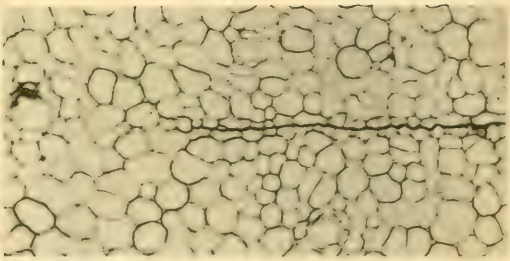


65.

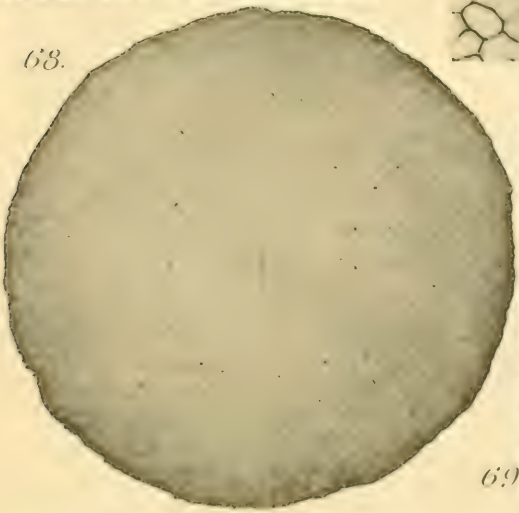
66.

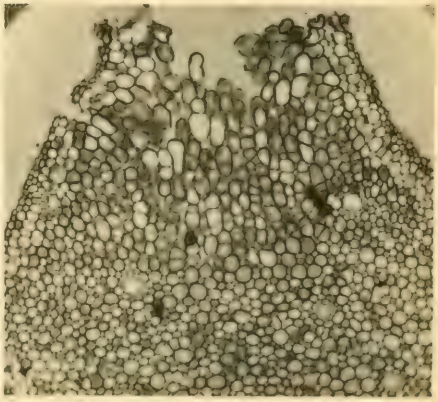


67.



68.





69.

G. Brandza phot. Phototypie Berthaud, Paris.

Guttifères.

Masson & Cie, Editeurs.

MASSON ET CIE, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120 — PARIS — VIe ARR.

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION

DE

MARCELLIN BOULE

PROFESSEUR DE PALÉONTOLOGIE AU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Les ANNALES DE PALÉONTOLOGIE *paraissent tous les trois mois dans le format in-4 carré. Les 4 fascicules annuels forment un volume d'au moins 20 feuilles in-4 et 20 planches. Des clichés dans le texte, schémas au trait, reproductions de fossiles en phototypie complètent l'illustration.*

ABONNEMENT ANNUEL : Paris et Départements, 25 fr. ; Étranger, 30 fr.

TABLE DES MATIÈRES CONTENUES DANS LE TOME III (1908)

Étude sur le genre *Lepidotus*, par F. Priem (*avec 2 planches*).

Sur les Affinités zoologiques des genres *Lychnus* et *Anadromus*, par J. Repelin (*avec 1 planche*).

Fossiles de Patagonie. — De l'Économie dans la Nature, par Albert Gaudry (*avec 71 figures*).

Bryozoaires des terrains tertiaires des environs de Paris (*suite*), par Ferdinand Canu (*avec 2 planches*).

Paléontologie de Madagascar.

Fossiles liasiques, par Armand Thévenin (*avec 5 planches*).

Echinides de Madagascar, par Jean Cottreau (*avec 16 figures dans le texte et 5 planches*).

Types du Prodrome de Paléontologie de d'Orbigny (*suite*) (*avec 3 figures et 5 planches*).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Observations sur les Diatomées, par L. Mangin 177
Recherches anatomiques sur la germination des Hypéricacées et des Guttifères, par G. Brandza 221
Recherches sur les Cupulifères, par L. Pauchet 301
Table des matières contenues dans le tome VIII 353
Table des planches et des figures dans le texte contenues dans le tome VIII 353
Table des articles par noms d'auteurs 353

TABLE DES PLANCHES ET FIGURES DANS LE TEXTE

CONTENUES DANS CE CAHIER

Planches V à XV. — Structure de l'embryon des Hypéricacées et des Guttifères.
Figures dans le texte 1 à 14. — Structure des Diatomées.
Figures dans le texte 1 à 41. — Structure des Cupulifères.

1642-08. — Corbeil. Imprimerie Crété.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00260 2686